

Zur Orientierung der Hummeln und einiger anderer Hymenopteren

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität

zu München



vorgelegt

von

Una Friederike Jacobs ~~—~~ **Jessen**

aus

Rostock

Mai 1958

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

Berichterstatter:

Prof. Dr. Dr. K. v. FRISCH

Tag der mündlichen Prüfung: 23. Juni 1958

25.

Sonderdruck aus

Zeitschrift für vergl. Physiologie, Bd. 41, Heft 6, S. 597—641 (1959)

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

ZUR ORIENTIERUNG DER HUMMELN UND EINIGER ANDERER HYMENOPTEREN*, **

Von

UNA F. JACOBS-JESSEN

Mit 29 Textabbildungen

(Eingegangen am 14. November 1958)

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	598
Material und Methode	598
A. Die optische Orientierung	601
I. Die Orientierung nach Lichtquellen	601
1. Die spontane Lichteinstellung ein- und ausfliegender Hummeln und Bienen	601
2. Die Orientierung nach der Sonne	603
II. Die Orientierung nach polarisiertem Licht	608
1. Die spontanen Einstellungen zur Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes	608
2. Die spontanen Einstellungen zur Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes und zu einer Lichtquelle	612
3. Die Einstellung zur Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes nach vorangegangener Dressur	613
III. Die Orientierung nach Gegenständen	613
1. Die spontane Bevorzugung bestimmter Figurmerkmale durch Hummeln und Bienen in Neststimmung	613
2. Das Aufsuchen einer Figur oder einer Lichtquelle in Abhängigkeit von der Tageszeit	626
3. Gegenstands- und Himmelsorientierung in Konkurrenz gebracht	627
B. Die Orientierung nach der Schwerkraft	629
1. Die spontane Schwerkrafteinstellung ein- und ausfliegender Hummeln und Bienen	629
2. Der Einfluß des Tagesverlaufes auf die Schwerkrafteinstellung	630
C. Zur Frage nach einer Verständigung im Hummelstaat	633
I. Beobachtungen am Futterplatz	633
1. Können Sammlerinnen ihre Stockgenossinnen veranlassen, eine bestimmte Futterquelle zu besuchen?	633
2. Das Wiederaufsuchen eines Futterplatzes nach einer Futterpause	634
II. Beobachtungen am Flugloch	635
III. Beobachtungen im Nest	636
Zusammenfassung	637
Literatur	639

* Mit Unterstützung aus Mitteln der Rockefeller Foundation, die Prof. v. FRISCH zur Verfügung standen.

** Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

Einleitung

Das Verhalten der Hummeln im Freiland ist meist zielsicher und wohl orientiert. Die Hummel kann nach einem längeren Ausflug zum Nest zurückfinden und erkennt ihren Nesteingang, den sie sich auf dem Ausflug durch das „Vorspiel“ eingeprägt hatte, sehr genau (FREE 1955 u. a.). Eine reiche Futterquelle wird durch viele, oft in ihrer Wegstrecke genau festgelegte Sammelflüge (KUGLER 1943, BRIAN 1954, MANNING 1956) genützt, und die „Bahnflüge“ der Hummelmännchen (FRANK 1941, HAAS 1948) können nicht allein durch Duftmarken gesteuert werden, sondern setzen ein gutes optisches Orientierungsvermögen voraus.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Bedeutung der einzelnen, von den Hummeln zur Orientierung verwendeten Marken zu erfassen. Durch die Ähnlichkeit der Lebensweise liegt ein Vergleich mit dem Orientierungs- und Verständigungsvermögen der Honigbiene nahe (v. FRISCH 1923—1954, v. FRISCH u. LINDAUER 1954). So wird die Biene auch immer wieder zu Vergleichsversuchen herangezogen werden. Desgleichen werden zur Prüfung von Teilproblemen andere Hymenopteren, wie solitäre Bienen, Wespen und Ameisen, verwendet.

Meinem Lehrer, Herrn Professor K. v. FRISCH, danke ich herzlich für die Anregung zu dieser Arbeit, für wertvolle Hinweise und vielfältige Unterstützung.

Für zuchttechnische Beratungen bin ich Herrn Professor R. LEHMENSICK, Parasitologisches Institut Bonn, sowie Herrn S. DÖTTLINGER, Linz, zu großem Dank verpflichtet.

Material und Methode

Die Hummelnester — meist waren es Völker der Arten *Bombus terrestris* L., *Bombus hypnorum* L., *Bombus agrorum* FBR. und *Bombus hortorum* L. — wurden in der Umgebung von München ausgegraben und im Garten des Zoologischen Institutes München angesiedelt. Dort dienten Beobachtungskästen, die im Innern einer überdachten Gittervoliere standen, den Hummeln als neue Wohnung. Durch einen 0,5—1 m langen Kanal aus Holzröhren (3 cm Ø) erreichten die Tiere das Freie.

Ein Beobachtungskasten bestand aus einem äußeren, gut abgedichteten Holzkasten (23 × 25 × 26 cm), in dessen oberem Teil sich das Nest in einem herausnehmbaren Holzeinsatz befand (Abb. 1). Die Vorgänge im Nest konnten durch eine darüberliegende Glasplatte beobachtet werden. Milben, Unrat und dergleichen fielen durch den Gitterboden des Einsatzes auf eine darunterstehende Blechschublade. Dort stand auch eine Wasserschale zur Regulierung der Feuchtigkeit.

An kühlen Tagen wurde das Hummelnest mit Hilfe einer 25 W-Glühbirne geheizt und mit Pollen vermengter Honig aufgestellt.

Nach dem Umsetzen gewöhnten sich die Hummelvölker rasch an ihre Umgebung und legten neue Vorrats- und Brutzellen an.

Die Bienenvölker, *Apis mellifica* L., gehörten der Krainer-Rasse an und standen im Sommer ebenfalls im Garten des Zoologischen Institutes. In den Wintermonaten wurde ein Krainer-Volk in einem „Bienenraum“ gehalten (RENNER 1955).

I. Versuche, die Auskunft über das spontane Verhalten der Hummeln und Bienen in bezug auf künstliche Orientierungsmarken und die Schwerkraft geben sollten, führte ich in einer *Dunkelkammer* aus.

Für die Versuche wurden 10 Hummeln oder Bienen einzeln in 10 kleine Glasröhrchen eingefangen. Zu einigen Versuchen wurden alle Tiere aus dem Stock geholt, oder aber sie wurden alle vom Flugloch abgefangen, wobei entweder nur Heimfliegende oder nur Ausfliegende benützt wurden. Anschließend prüfte ich die 10 Tiere einzeln und hintereinander im Versuch. Eine Zehnergruppe wurde bei *Apis* 2mal, bei *Bombus* 3mal dieser Reihenprüfung unterzogen. Danach wurden die Tiere wieder freigelassen und 10 neue eingefangen usw., bis die Zahl für den Versuch ausreichte.

In allen Versuchsanordnungen hatten die Hummeln und Bienen die Möglichkeit, vom Zentrum einer mit Filtrierpapier belegten Kreisplatte aus jede beliebige Richtung zu wählen. In 1 cm Abstand über dieser Versuchsplatte befand sich eine Glasscheibe. Dadurch wurde erreicht, daß die Tiere nicht fliegen, aber ungehindert laufen konnten. Zur Registrierung der Werte wurde auf der Glasplatte ein Kreis aufgetragen, dessen Zentrum mit dem der Versuchsebene, also mit dem Startpunkt der Tiere, zusammenfiel (Radius 16 cm, wenn nicht anders angegeben). Der Punkt, an dem das Versuchstier den Kreis zum erstenmal querte, wurde markiert. Die Laufrichtungen sind im folgenden als Punkte im Runddiagramm wiedergegeben.

Die meisten Versuchsanordnungen waren mit einem weißen Schirm umgeben, durch dessen kleine, symmetrisch angeordnete Löcher ich das Verhalten der Tiere beobachtete. Anderenfalls stand die Anordnung in einem gleichförmig weiß getünchten Raum, und ich bemühte mich, während des Versuchs möglichst oft meine Stellung zu wechseln, d. h. ich hielt mich gleich häufig rechts, links, vor oder hinter der Versuchsanordnung auf. Kontrollversuche haben bewiesen, daß diese Bedingungen die Versuchsergebnisse nicht verfälschten.

Die Temperatur des Raumes betrug 23,5—25,5° C. Einige Versuche fanden in einer Temperaturkammer bei 24° C und 70% Feuchtigkeit statt.

Die einzelnen Versuchsanordnungen werden wegen ihrer Verschiedenheit erst bei den Versuchsergebnissen genauer beschrieben werden.

II. Oft ist zuerst eine Dressur nötig, um Auskunft über ein optisches Orientierungsvermögen zu erhalten.

Bei Bienen ist die Dressur auf die *Richtung eines Futterplatzes* eine gut bewährte Methode. Dies ist bei Hummeln schwer möglich, da nur wenige sich an einen Futterplatz locken lassen; auch sind sie in ihren Besuchen recht unstat. Hier erwies sich die Dressur auf die *Richtung des Nestsaustrags* als günstig:

Die Versuchsanlage hierzu stand im Freien auf einer 19 m hohen Dachplattform. Verwendet wurden die ständig ausfliegenden Tiere eines starken Hummel-, Bienen- oder Wespenvolkes.

Begleiten wir nun eine Hummel auf ihrem Weg vom Nest bis zum Flugloch (Abb. 2). Vom Nestraum (N) aus gelangt die Hummel durch eine Holzröhre in

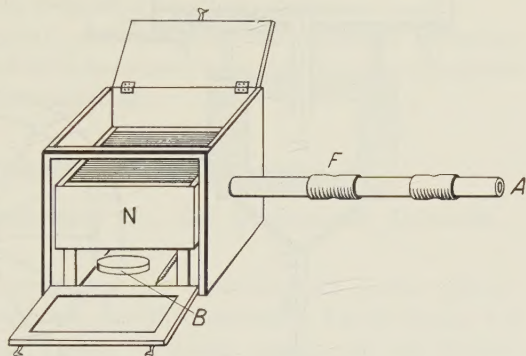


Abb. 1. Beobachtungskasten für ein Hummelnest. N Nestraum, F Flugkanal, A freier Ausflug, B Blechschublade mit Wasserschale und Thermometer

die Mitte einer waagrechten Kreisplatte. Hier sieht sie nun einen großen Himmelsausschnitt über sich. Nur ein 16 cm hoher Rand (*R*) in 27,5 cm Entfernung verdeckt ihr alle Landmarken am Horizont, so daß sie zu ihrer Orientierung allein die Himmelsmarken benutzen kann. Eine Glasscheibe (*G*) in 1 cm Abstand über dieser Arena hindert sie aufzufiegen. Während der Dressur wird die Hummel durch kleine Hölzchen in einer bestimmten Himmelsrichtung, z. B. Süden, über die Arena geleitet. Nach 18 cm Wegstrecke findet sie ein Loch (*F*) im Arenaboden, das sie nach unten in einen kurzen Gang und weiter ins Freie (*A*) führt. Im Versuch werden die Dressurhölzchen entfernt, die Hummel hat von allen nun möglichen Richtungen die Dressurrichtung, also die Richtung des Nests ausgangs, zu wählen.

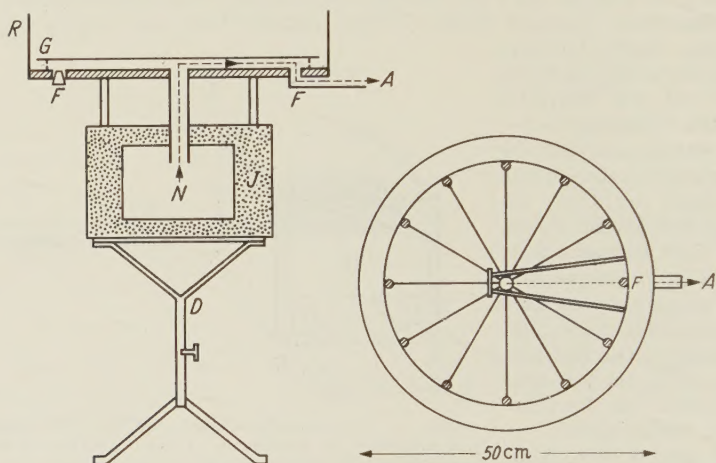


Abb. 2. Versuchsanordnung zum Nachweis der Himmelsorientierung. Links im Schnitt, rechts Blick auf die Arena von oben. *D* Drehstativ, *N* Nest mit *I* Isolierung, *G* Glasplatte, *R* Rand um die Arena, *F* Flugloch, *A* freier Ausflug. Der Pfeil gibt den Weg eines ausfliegenden Tieres an

In den ersten Tagen nach dem Einsetzen des Volkes in die Versuchsanlage kann man den Tieren das Auffinden des Nests ausgangs erleichtern, indem man den Gang zwischen den Dressurhölzchen über die Arena gegen den Himmel abdeckt. Erst durch stufenweises Verkürzen der abgedeckten Strecke wird den Hummeln und Bienen auf ihrem Weg ein immer größeres Stück Himmel gezeigt.

Eine Duftspur, verursacht durch das stete Hin- und Herlaufen der Tiere in der Dressurrichtung, wird folgendermaßen verhindert: 18 cm von der Mitte der Arena entfernt, befindet sich alle 30 Winkelgrad ein nach unten führender Ausflughang, ebenso wie jener in der Dressurrichtung. Die Versuchsanlage stand auf einem Drehstativ (*D*). Systematisches Drehen während der Dressuren verteilte eine eventuelle Laufspur gleichmäßig auf alle Richtungen und schaltete sie damit als Orientierungsquelle aus. Vor jedem Experiment wurde die Versuchsanlage ebenfalls gedreht, so daß die Laufbahn der letzten Dressur und die des Experiments nicht zusammenfielen.

Auf dem Boden der Arena (Sperrholz) waren farbige, 1 cm breite Streifen gemalt, von der Mitte nach allen Seiten ausgehend. Diese sollten ein zu starkes Kreisen der Tiere bei der Richtungswahl verhindern (BİSETZKY 1957). Gegen zu starke Erwärmung halfen mit Gitter bespannte Löcher im Arenaboden.

A. Die optische Orientierung

Auf ihren Sammelflügen sind die Hummeln meist blütenstet. Dies setzt neben einem guten Geruchssinn ein Farben- und Formensehen voraus, wie es auch KUGLER (1943) in ausführlichen Versuchen nachweisen konnte.

Das Aufsuchen bestimmter Gebiete im Flugbereich stellt eine andere Anforderung an den optischen Orientierungsmechanismus. Hier muß sich die Hummel eine *Richtung* merken. Drei Anhaltspunkte stehen ihr vor allem zur Verfügung: die Sonne, der blaue Himmel und die Gegenstände ihres Flugraumes. Über die Orientierung der Hummel nach diesen Marken soll im folgenden berichtet werden.

Da es notwendig erscheint, zunächst über das spontane Verhalten zu diesen Marken Aufschluß zu bekommen, seien den einzelnen Kapiteln einige Versuche hierüber vorangestellt.

I. Die Orientierung nach Lichtquellen

1. Die spontane Lichteinstellung ein- und ausfliegender Hummeln und Bienen

Hummeln und Bienen reagieren fast ausschließlich positiv phototaktisch, wenn man sie *einfängt*, um ihre spontane Laufrichtung zur Lichtquelle zu registrieren. Dieses Verhalten muß wohl als Fluchtreaktion gewertet werden und kann keinen Aufschluß darüber geben, ob unter *natürlichen* Bedingungen eine Abhängigkeit der spontanen Lichteinstellung von der jeweiligen Stimmung der Hummeln und Bienen besteht.

Ich habe daher eine Anordnung gewählt, die es gestattet, das phototaktische Verhalten der Tiere zu prüfen, ohne sie zu beunruhigen.

Versuchsanordnung (Abb. 3). In den Versuchen wird einer Hummel, die sich gerade auf dem Weg zwischen Brutraum und Flugloch befindet, eine Lichtquelle gezeigt und ihre Reaktion hierauf beobachtet.

Die ausfliegende Hummel gelangt vom Nest (*N*) auf eine waagrechte Laufplatte (*LP*) (26×40 cm). Dieses Brett liegt in einem lichtdichten Holzkasten ($26 \times 40 \times 56$ cm) und ein leicht abhebbarer Laufgang (*LG*) führt die Hummel im Dunkeln quer über die Platte. Hier erreicht sie durch eine Lichtschleuse (*LS*) den Ausflug (*A*). Eine heimkommende Hummel hat entsprechend den umgekehrten Weg zurückzulegen. An den beiden seitlichen Kastenwänden, also rechts und links von der Laufstrecke der Hummel über die Platte, befinden sich zwei kleine Lämpchen L_1 und L_2 (Taschenlampenbirnen 0,7 W).

Der Versuchsverlauf: Der Laufgang wird von der Platte abgenommen. Durch ein kleines Fenster (*F*) in der Mitte des Kastendeckels, also senkrecht über der Mitte der Laufplatte — ein schwarzes Tuch verhinderte jeglichen Lichteinfall — kann ich mit Hilfe einer schwachen, rotscheinenden Taschenlampe gerade noch erkennen, wenn eine Hummel, vom Nest oder von der Lichtschleuse herkommend, die Platte betritt. Nun schalte ich eine der beiden kleinen Lampen ein und registriere die spontane Laufrichtung des Tieres.

Ein sehr kleines *Apis mellifica*-Volk (etwa 150 Individuen) diente für vergleichende Versuche. Die Anordnung konnte hierfür bis auf unwesentliche Veränderungen übernommen werden.

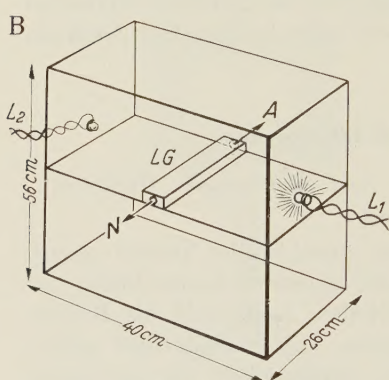
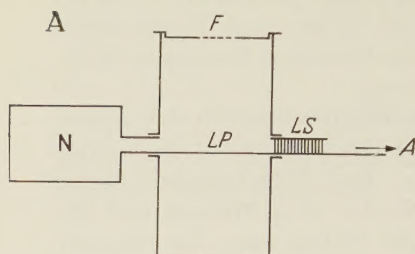


Abb. 3

Ergebnisse. Die phototaktischen Einstellungen von *Bombus hortorum*, *Bombus hypnorum* und *Apis mellifica* auf dem Ein- und Ausflug sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

Abb. 4 zeigt die Laufspuren einer heimkommenden und einer ausfliegenden Hummel (*B. hortorum*) und ebenso

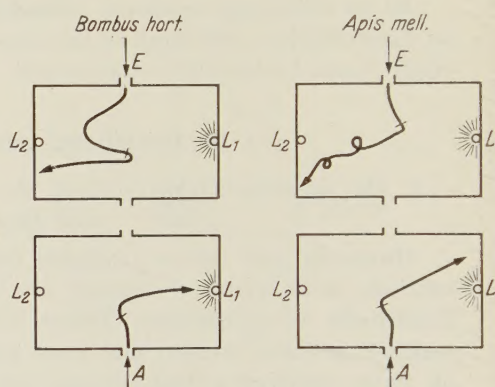


Abb. 4

Abb. 3. Versuchsanordnung zur Prüfung der phototaktischen Stimmung ein- und ausfliegender Hummeln und Bienen. A im Schnitt, B perspektivische Ansicht. N Nest, LP Laufplatte, LG abnehmbarer Laufgang, LS Lichtschleuse, A freier Ausflug, F Fenster im Deckel des Kastens zur Beobachtung, L₁ und L₂ kleine Glühbirnen

Abb. 4. Die phototaktische Einstellung von *Bombus hortorum* und *Apis mellifica* auf dem Einflug (E) und Ausflug (A). Eine heimkommende Hummel oder Biene wendet sich von einer Lichtquelle (L₁) ab, eine ausfliegende läuft auf diese zu. Der Querstrich in der aufgezeichneten Laufspur bezeichnet den Moment des Lichteinschaltens

Tabelle 1. Phototaktische Stimmung beim Ein- und Ausflug

Versuchstier	Zahl der Werte n	Einflug			Zahl der Werte n	Ausflug		
		+	—	0		+	—	0
<i>Bombus hort.</i>	43	3	32	8	36	29	3	4
<i>Bombus hypn.</i>	18	3	13	2	22	16	3	3
<i>Apis mell.</i>	30	2	20	8	30	17	5	8

+ positiv phototaktisch; — negativ phototaktisch; 0 keine Reaktion.

die einer Biene. Die Versuche mit den *Bombus*-Völkern wurden bei 16—24° C durchgeführt. Die Versuche mit Bienen fanden bei einer Temperatur von 15—18,5° C statt.

Die Versuchsergebnisse zeigen, daß Hummeln und Bienen auf dem Weg vom Freien ins Nest (in „Neststimmung“) vorwiegend negativ phototaktisch reagieren; positive Phototaxis ist dagegen kennzeichnend für die meisten Hummeln und Bienen, die das Nest verlassen wollen. Die Ergebnisse sind signifikant, $p = < 0,001$.

E. MÜLLER (1931) gelangte auf einem anderen Weg zu ähnlichen Ergebnissen bei Bienen. Allerdings schloß die etwas unnatürliche Versuchsmethode Beeinträchtigungen der Reaktionen der Tiere nicht aus. Dieselbe Abhängigkeit des phototaktischen Verhaltens von den beiden Stimmungen zeigt auch die Ameise *Formica rufa* (JANDER 1957).

Im Freiland führt vom Hummelnest bis zum Flugloch ein oft meter-langer Gang. Bei einem *Bombus terrestris*-Nest fand ich z. B. einen 2,5 m langen Flugkanal. Hier muß sich die Hummel zurechtfinden, und es läßt sich denken, daß die verschiedene Lichtstimmung, im Verein mit anderen Faktoren, ihre Orientierung erleichtert. Welche Rolle z. B. die Schwerkraftsorientierung hier spielt, wird später noch besprochen werden (s. S. 629).

2. Die Orientierung nach der Sonne

Über die Sonnenorientierung der Bienen sind wir durch die Untersuchungen von v. FRISCH u. a. gut unterrichtet. Die Biene verkündet im Bienentanz ihren Stockgenossinnen die Richtung einer Futterquelle in bezug auf die Sonne. Bei Hummeln wurde noch niemals ein dem Bienentanz ähnliches Verhalten beobachtet. Es erwies sich deshalb als nötig, ihre Orientierungsleistungen zu ermitteln durch die Registrierung der Laufrichtungen nach vorangegangener Dressur, das Flugloch in einer bestimmten Himmelsrichtung aufzusuchen (s. S. 599 und Abb. 2).

Die in Abb. 5 A und B, dargestellten Versuchsbeispiele zeigen, daß die zwei untersuchten Hummelarten, *Bombus terrestris* und *Bombus hypnorum*, fähig sind, eine bestimmte Himmelsrichtung als Laufrichtung zu wählen, wobei sie sich menotaktisch nach der Sonne orientieren. Ebenso kann *Vespa germanica* FBR. zur Richtungswahl die Sonne als Orientierungsmarke benützen (Abb. 5 C). Vergleichsversuche, in denen die Laufrichtungen von *Apis mellifica* aufgezeichnet wurden, bringen dasselbe Ergebnis (Abb. 5 D).

Die deutlich zweigipfelige Verteilung der Laufrichtungen von *Apis* und *Vespa* kann leicht erklärt werden: Während ein Teil der Tiere menotaktisch zur Sonne in der Dressurrichtung lief, strebten andere positiv phototaktisch der hellsten Stelle der Arena zu. Entsprechend blieb der Gipfel in der Dressurrichtung den ganzen Tag über an derselben Stelle erhalten, während der durch positive Phototaxis verursachte Gipfel der Sonne gemäß wanderte.

Der Nachweis für die alleinige Orientierung nach einer bestimmten Marke kann durch Entfernen oder durch Versetzen dieser Marke erbracht werden.

War bei völlig und sehr dicht bedecktem Himmel die Sonne nicht sichtbar, so waren *Bombus hypnorum* und *Bombus terrestris* desorientiert.

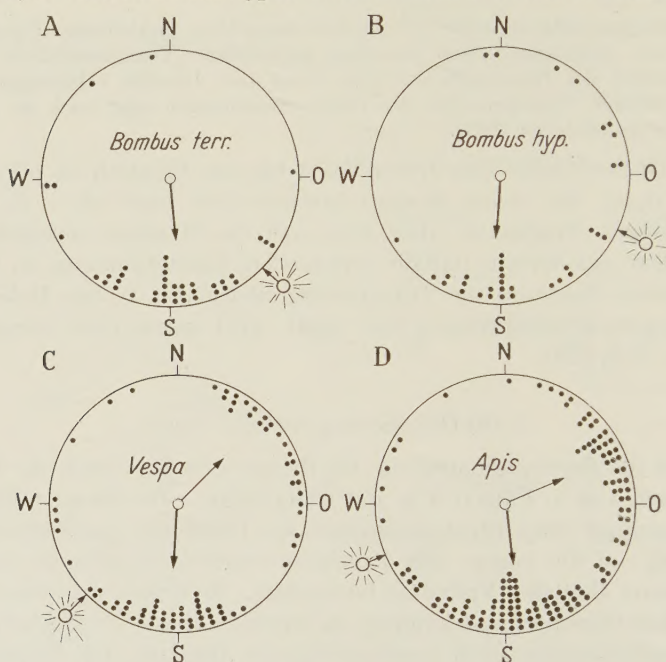


Abb. 5. Die Richtungsorientierung bei Sonne und blauem Himmel von *Bombus terrestris* (A), *B. hypnorum* (B), *Vespa germanica* (C) und *Apis mellifica* (D). In diesen und allen folgenden Diagrammen gibt jeder Punkt die Laufrichtung eines Tieres an. Die Dressurrichtung war Süd. Aus der Punktverteilung ist zu erkennen, daß Hummeln, Wespen und Bienen die Süd-Dressurrichtung wählten; die häufigste Laufrichtung bezeichnet der starke Pfeil (Gipfelwert). Wespen und Bienen (C, D) zeigen außerdem eine bevorzugte Laufrichtung zur hellsten Stelle der Arena (schwacher Pfeil, ebenfalls Gipfelwert)

Wurde die Sonne bei blauem Himmel abgedeckt und mit Hilfe eines Spiegels in 180° wieder abgebildet (Spiegelversuch nach SANTSCHI 1911, 1913), so wichen *Bombus hypnorum* und *Bombus terrestris* annähernd um 180° von der Dressurrichtung ab (Abb. 6).

Auch Wespen und Bienen waren in dem Kontrollversuch bei schweren Regenwolken desorientiert. Der Spiegelversuch bei wolkenlosem Himmel aber gelang nicht so eindeutig wie bei Hummeln. Einige Tiere reagierten zwar mit einer Richtungsumkehr, der größte Teil aber behielt die Dressurrichtung bei (Abb. 7 A—C). Dies läßt auf eine zusätzliche Orientierungsmöglichkeit neben der Sonne schließen. Allein das polarisierte Himmelslicht scheint hierfür in Frage zu kommen.

Bei verschleiertem Himmel, an dem kaum noch polarisiertes Licht nachweisbar war, die Sonne jedoch noch als helle Kreisscheibe durch die Wolken schien, gelang bei Bienen der Spiegelversuch. Nun beantworteten auch sie das Spiegeln der Sonne um 180° mit einer entsprechenden Richtungsumkehr (Abb. 7 D).

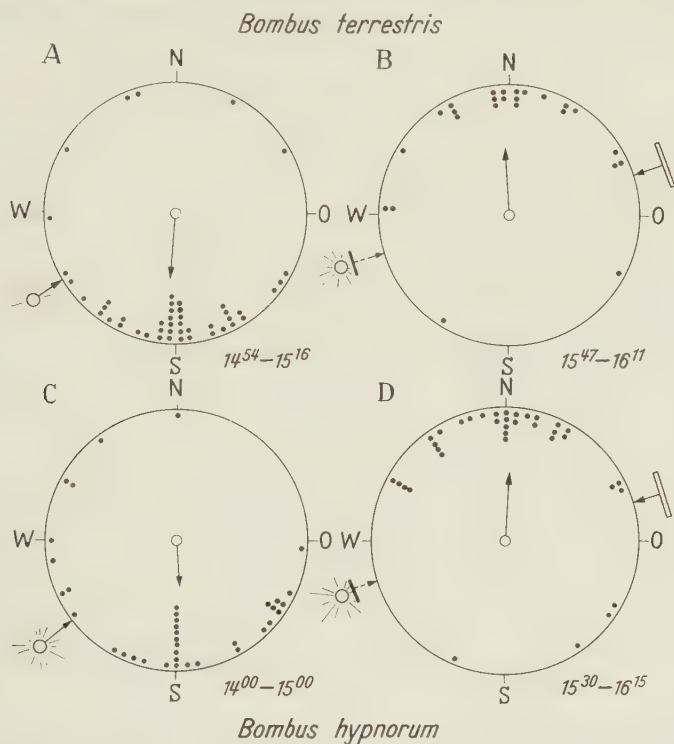


Abb. 6. Spiegelversuch nach SANTSCHI. *Bombus terrestris*- (A) und *B. hypnorum*-Arbeiterinnen (C) suchen bei wolkenfreiem Himmel ihren Nestausgang in Südrichtung auf. Nach dem Abdecken und Spiegeln der Sonne um 180° weichen beide Hummelarten um annähernd 180° von der Dressurrichtung ab (B, D)

Diese Versuche lassen das polarisierte Himmelslicht für Bienen und Wespen als wichtigen Orientierungsfaktor erkennen. Für Hummeln ist dagegen unter diesen Versuchsbedingungen die Sonne der ausschlaggebende Orientierungsfaktor. Daß aber auch sie das polarisierte Licht wahrnehmen und zu ihrer Orientierung verwenden können, soll in einem späteren Kapitel (s. S. 608) gezeigt werden.

Zahlreiche Arthropoden sind uns bereits bekannt, welche die ständige Winkeländerung zwischen der wandernden Sonne und einer fixen Landmarke in ihre Orientierung einbeziehen. Das Beibehalten der Süd-Dressurrichtung in den oben beschriebenen Versuchen (s. S. 603) weist

bereits darauf hin, daß auch *Bombus* die Fähigkeit der Einberechnung der Sonnenwanderung besitzt. Diese Fähigkeit soll jedoch in einem besonders darauf ausgerichteten Versuch nochmals überprüft werden.

Die gleichen Versuche wurden mit *Vespa germanica* durchgeführt. Für *Apis mellifica* ist uns die Fähigkeit der Einberechnung der Sonnen-

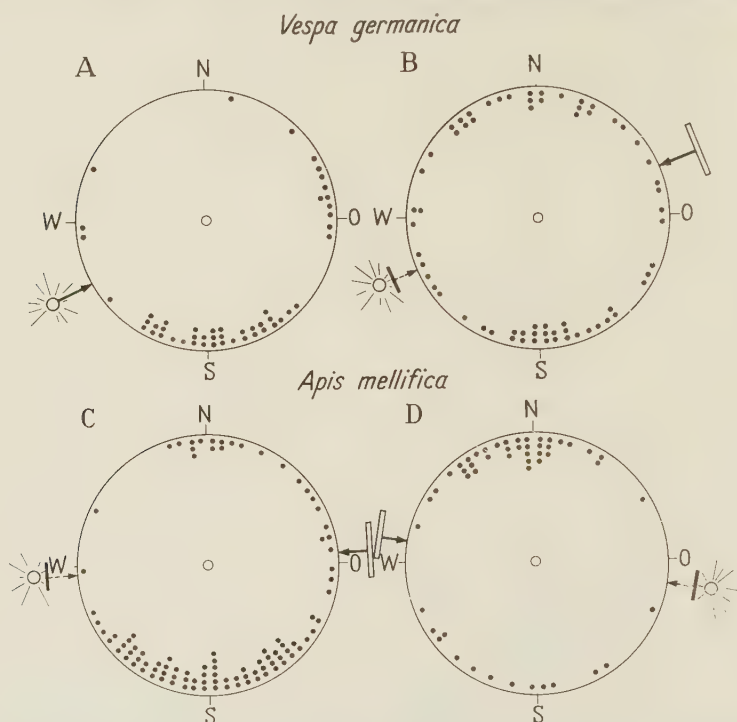


Abb. 7. Spiegelversuch nach SANTSCHI bei wolkenlosem (A—C) und bei verschleiertem Himmel (D). *Vespa germanica* (A) und *Apis mellifica* suchen ihren Nestausgang in Südrichtung auf. Das Abdecken und Spiegeln der Sonne um 180° bei wolkenfreiem Himmel (B, C) beantwortet nur ein Teil der Tiere mit einer Richtungsumkehr. Erst bei verschleiertem Himmel hatte das Spiegeln der Sonne um 180° eine entsprechende Wendung fast aller Laufrichtungen zur Folge, wie das Beispiel für *Apis* (D) zeigt

wanderung aus zahlreichen Experimenten (z. B. v. FRISCH 1950, 1952; v. FRISCH und LINDAUER 1954) schon bekannt. Dennoch wird die Biene noch einmal zu Vergleichsversuchen herangezogen werden.

Das Experiment verlief in folgender Weise: Hummeln, Bienen und Wespen wurden gleichermaßen dressiert, ihren Nestausgang auf der Arena (s. Abb. 2) im Süden aufzusuchen. Nach gelungener Dressur wurde am Abend, nachdem der Flugverkehr aufgehört hatte, das zentrale Loch im Arenaboden verschlossen und die Arena so gedreht, daß ein neues Flugloch in die Dressurrichtung gelangte. Eine eventuelle Duft-

spur auf der Arena lag also nicht in der Dressurrichtung. Am nächsten Morgen öffnete ich das Flugloch wieder und registrierte nun die ersten Laufrichtungen der Tiere. Während des Versuchs wurde dafür gesorgt, daß die einmal ausgeflogenen Tiere nicht wieder ins Nest zurückgelangen konnten. Sie hätten durch ihre auf dem ersten Ausflug gewonnene Erfahrung des Sonnenstandes bei einem zweiten Ausflug das Versuchsergebnis verfälschen können.

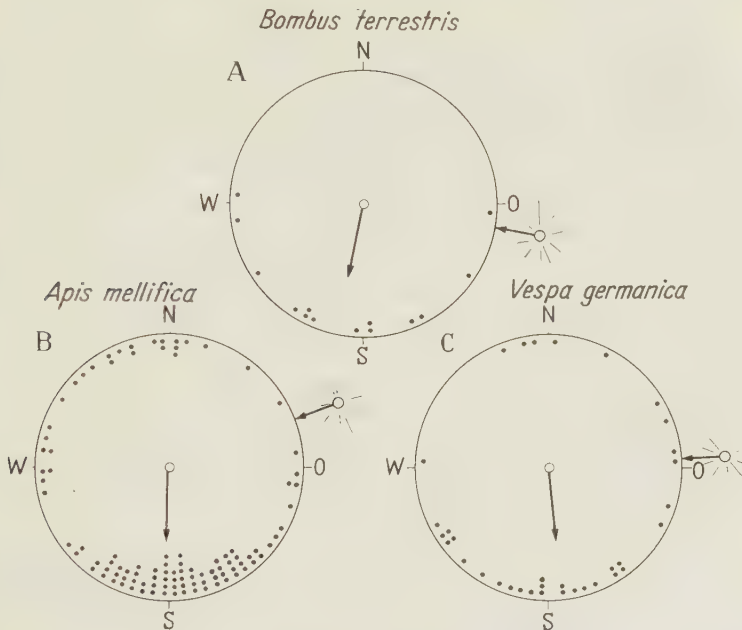


Abb. 8. Nachweis der Fähigkeit, die Sonnenwanderung einzuberechnen. Die ersten Laufrichtungen von *Bombus terrestris* (A), *Apis mellifica* (B) und *Vespa germanica* (C) liegen auch am Morgen in der Süd-Dressurrichtung, obwohl die Tiere den Himmel wenigstens 11 Stunden nicht gesehen hatten

Beispiele für das *Ergebnis* dieser Versuche sind in Abb. 8 dargestellt. Der Kontrollversuch mit *Bombus terrestris* am Vorabend des eigentlichen Versuchs (22. 8. 57) zeigte, daß sie die Süd-Dressurrichtung wählten. Die Sonne stand bei 285° (Azimut) im Westen. Das Flugloch wurde um 20³⁰ Uhr geschlossen und am 23. 8. 57 um 7³⁰ Uhr wieder geöffnet. Die Sonne stand nun bei 97° im Osten. Der Mittelwert der ersten Laufrichtungen der 14 ausfliegenden Arbeiterinnen lag auch jetzt, nachdem die Tiere den Himmel wenigstens 11 Stunden nicht gesehen hatten, in der Süd-Dressurrichtung (Abb. 8, A). Dies läßt sich nur durch die Annahme erklären, daß die Hummeln fähig sind, bei ihrer Orientierung die Wanderung der Sonne oder die des polarisierten Lichtes einzuberechnen.

Auch die Laufrichtungen der Wespen (Abb. 8 C) machen deutlich, daß sie die Bahn der Sonne in ihre Orientierung einbeziehen. Der Versuch mit Bienen (Abb. 8 B) zeigt dasselbe Ergebnis.

Diese Leistungen sind nur auf Grund eines Zeitsinnes der Tiere denkbar. Für Bienen (BELING 1929 u. a.) und Wespen (GRABENBERGER 1934) ist uns diese Fähigkeit bereits bekannt; sie darf nun auch für Hummeln angenommen werden.

II. Die Orientierung nach polarisiertem Licht

v. FRISCH (1949—1953) hat gezeigt, daß das polarisierte Himmelslicht von der Honigbiene wahrgenommen werden kann und einen wichtigen Faktor in ihrer optischen Orientierung darstellt. In der folgenden Zeit war diese erstaunliche Leistung auch für zahlreiche andere Insekten, Crustaceen und Cheliceraten nachgewiesen worden.

Hummeln ließen sich im Gegensatz zu Bienen und Wespen bei Spiegelung der Sonne bei blauem Himmel vollständig ablenken (vgl. S. 604). Hieraus mußte geschlossen werden, daß die Hummeln das polarisierte Himmelslicht unter jenen Versuchsbedingungen nicht beachteten. Dagegen führten *Spontanversuche* an Hummeln und anderen Aculeaten zu einem positiven Ergebnis.

Bei der Prüfung der Tiere im Verhaltensversuch ergaben sich zwei verschiedene Typen der Einstellung zur Schwingungsrichtung:

a) **Die Einstellung mit konstantem Winkel** (Zwangseinstellung). Die Tiere wählten hierbei spontan einen Kurs, der parallel (0°), diagonal (45°) oder senkrecht (90°) zur Schwingungsrichtung verlief.

Die bisherigen Untersuchungen zeigten diese Orientierungsweise bei *Geotrupes* (BIRUKOW 1953), *Drosophila* (STEPHENS, FINGERMAN and BROWN 1953), Cladoceren (BAYLOR and SMITH 1953), Wassermilben (BAYLOR and SMITH 1953), *Mysidium* (BAINBRIDGE and WATERMAN 1957), *Porcellis* und *Oniscus* (BIRUKOW 1956, unveröff., zit. von BAINBRIDGE and WATERMAN 1957).

b) **Die Einstellung mit wechselndem Winkel** (menotaktische Einstellung). Die Tiere stellten sich, meist nach vorheriger Dressur, menotaktisch in einem dem angestrebten Ziel entsprechenden Winkel zur Schwingungsrichtung ein.

Solches Verhalten ist erwiesen für *Apis mellifica* (v. FRISCH 1949—1953), verschiedene Ameisenarten (VOWLES 1950, 1954, CATHY 1951, JANDER 1957), *Velia* (BIRUKOW 1956), *Phaleria* (PARDI 1955), *Arctosa* (PAPI 1955), *Tylos* (PARDI 1954), und *Talitrus* (PARDI und PAPI 1953).

1. Die spontanen Einstellungen zur Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes

a) **Die Einstellung von Freilandtieren.** Als Versuchstiere dienten mir *Bombus terrestris* und *B. agrorum*, außerdem *Apis mellifica*, die stachellose Biene *Trigona scaptotrigona* Moure¹, solitäre Bienen wie *Andrena spez.* und *Halictus spez.*, *Vespa germanica* und zwei Ameisenarten, *Camponotus herculeanus* L. und *Formica rufa* L. Das Tier betrat die auf S. 599 beschriebene Versuchsebene durch ein Loch von unten kommend. Die Glasplatte war durch eine runde Polarisationsfolie (40 cm Ø) ersetzt.

¹ Für die Überlassung der Tiere danke ich Herrn Dr. LINDAUER herzlich.

Über dieser lag eine dünne Zelluloidplatte (0,5 mm dick) zur Registrierung der Laufrichtungen. Ein Schirm (Höhe 45 cm, $\varnothing$ 60 cm) aus weißer, rauher Pappe umgab die Versuchsanlage. 90 cm über der Mitte der Anordnung hing eine 200 W-Lampe.

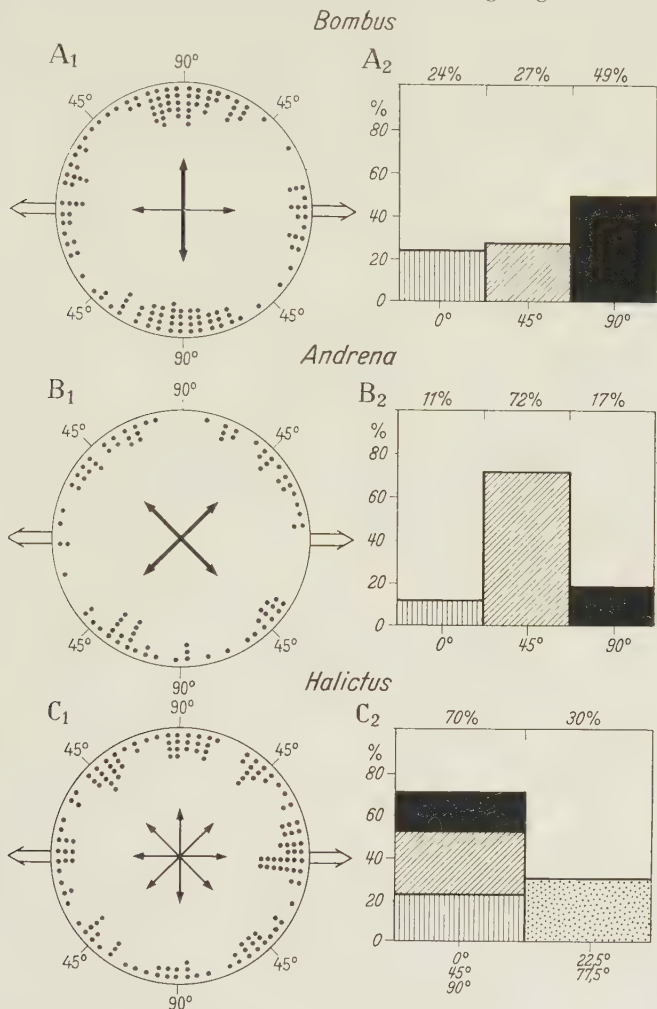


Abb. 9. Die spontane Einstellung von *Bombus* (A), *Andrena* (B) und *Halictus* (C) zur Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes einer Folie. In den Runddiagrammen (A₁—C₁) werden die Laufrichtungen der Tiere deutlich. Innenpfeile: bevorzugte Einstellungswinkel. Außenpfeil: Schwingungsebene der Folie. Die Säulendiagramme (A₂—C₂) stellen die prozentuale Anzahl der Laufrichtungen (Ordinate) in den zu Klassen zusammengefaßten Einstellungswinkeln (Abszisse) dar

Wurde im Kontrollversuch einzig die Polarisationsfolie entfernt, so streuten die Laufrichtungen gleichmäßig um 360°, die Tiere waren desorientiert. Lag aber die Folie auf, so liefen die Tiere orientiert, wobei sich deutlich drei Typen der Einstellung abzeichneten (Abb. 9 A₁—C₁):

1. Aus den im Runddiagramm A_1 aufgezeichneten Laufrichtungen für *Bombus terrestris* und *B. agrorum* läßt sich klar entnehmen, daß diese in linear polarisiertem Licht einer Polarisationsfolie ihre Laufrichtungen nicht in jedem beliebigen Winkel zur Schwingungsrichtung wählen, sondern spontan einen bestimmten Kurs bevorzugen. Dieser kann parallel oder senkrecht zur Schwingungsrichtung verlaufen, die senkrechte Einstellung wird jedoch öfters gewählt.

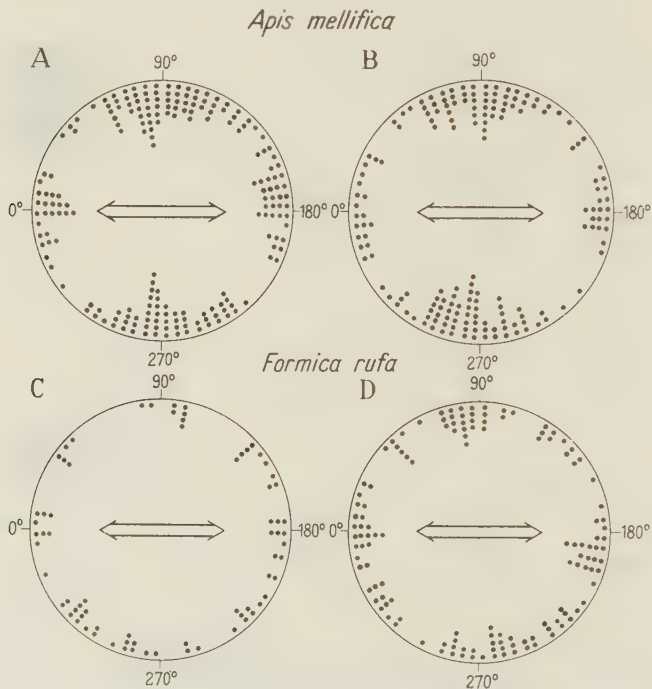


Abb. 10. Die spontane Einstellung zur Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes ist angeboren. Bienen (*Apis mellifica*) und Ameisen (*Formica rufa*), die im Freien eingefangen wurden (A, C) unterscheiden sich in ihrem Verhalten nicht von solchen, die den blauen Himmel noch niemals gesehen hatten (B, D)

Dieselbe Art der Einstellung wird aus den Experimenten mit *Apis*, *Trigona*, *Vespa* und *Camponotus* ersichtlich.

2. Eine andere Einstellungsart zeigt dagegen *Andrena* (B_1), deren spontan eingeschlagene Wegstrecke vorzugsweise diagonal zur Schwingungsrichtung ausgerichtet ist. Die Maxima ihrer Laufrichtungen liegen deutlich bei 45° , 135° , 225° und 335° .

3. Eine Vereinigung beider Orientierungsweisen veranschaulichen die in Runddiagramm C_1 abgebildeten Laufrichtungen von *Halictus*: Sie wählt einen Kurs, der 0° , 90° oder 45° zur Schwingungsrichtung beträgt.

Die Versuche mit *Formica rufa* ergaben das gleiche Bild.

Diese, wenn auch bei einigen Aculeaten etwas unterschiedlichen, Einstellungen mit konstantem Winkel zur Schwingungsrichtung stehen doch als Ganzes in guter Übereinstimmung mit dem Verhalten anderer Insekten und Crustaceen in ähnlichen Reizbedingungen.

Welche Beziehung zwischen den Einstellungstypen mit konstantem Winkel zur Schwingungsrichtung und der menotaktischen Orientierungsweise besteht, bleibt zu untersuchen; sie schließen einander jedoch nicht aus. Am Beispiel der Bienen und Ameisen konnte gezeigt werden, daß diese neben der bereits bekannten menotaktischen Orientierung auch zu spontaner Einstellung mit konstantem Winkel fähig sind.

Zur statistischen Auswertung dieser Versuche seien noch einige Daten angegeben, die in Abb. 9 A₂—C₂, graphisch dargestellt sind:

Bombus und *Andrena*. Es soll geprüft werden, ob die Häufungen der Laufrichtungen von *Bombus* und *Andrena* zufällig oder versuchsbedingt sind. Hierzu wurden die Laufrichtungen in drei Klassen eingeteilt mit je 45° Klassenspielraum, die Klassenmitten lagen bei 0°, 45° und 90°. So wurden zusammengefaßt: 1. Die Paralleleinstellungen. 2. die Diagonaleinstellungen. 3. Die Senkrechteinstellungen zur Schwingungsrichtung. Mit einer Wahrscheinlichkeit von $p = < 0,0027$ ist die bevorzugte Laufrichtung von *Bombus* (wie auch von *Apis*, *Trigona*, *Vespa* und *Camponotus*) senkrecht und parallel, von *Andrena* diagonal zur Schwingungsrichtung gut gesichert.

Halictus. Hier wurde im Prinzip genau wie oben verfahren, nur daß die Häufungen der Werte bei 0°, 90° und 45° eine etwas engere Klasseneinteilung nötig machte. Es wurden, neben drei Klassen mit einem Spielraum von 22,5° und den Klassenmitten bei 0°, 45° und 90°, zwei Zwischenklassen gebildet von je 22,5° Spielraum und der Mitte bei 22,5° bzw. 77,5°. Auch hier ergibt sich eine Sicherung der Maxima der Laufrichtungen von *Halictus* (wie auch von *Formica*) ($p = < 0,0027$).

Ebenso läßt sich nachweisen, daß die Senkrechteinstellung gegenüber der Paralleleinstellung von den in Tabelle 2 angeführten Versuchstieren bevorzugt wird ($p = 0,0027$ und kleiner).

Tabelle 2

Versuchstier	Zahl der Werte <i>n</i>	Parallel-Einstellungen (Klassenmitte 0°; Klassenbreite 90°)	Senkrecht-Einstellungen (Klassenmitte 90°; Klassenbreite 90°)
<i>Bombus terr., agr.</i>	143	32,16 %	67,83 %
<i>Apis mellifica</i>	199	34,17 %	65,82 %
<i>Trigona scap.</i>	101	15,84 %	84,15 %
<i>Vespa germanica</i>	120	33,33 %	66,66 %
<i>Camponotus herc.</i>	200	38,00 %	62,00 %

b) Die Einstellung von Tieren, die im geschlossenen Raum aufgezogen wurden. Es interessiert hier die Frage, ob das spontane Verhalten zur Schwingungsrichtung durch den Anblick der Himmelspolarisation festgelegt, also erlernt wird, oder ob die Reaktionsweise angeboren ist.

Zur Prüfung dieser Frage mußten Insekten verwendet werden, die den blauen Himmel noch niemals gesehen hatten. Hier standen mir Bienen aus einem über drei Jahre in einem Bienenraum gehaltenen

Stock zur Verfügung, und ebenso konnte ich Ameisen (*Formica rufa*) benützen, die in der Dunkelkammer aus Puppen geschlüpft waren¹. Als Versuchsanordnung diene wieder die in Abschnitt a (s. S. 608) beschriebene Anlage.

Aus den Versuchsergebnissen (Abb. 10) geht hervor, daß die spontan gewählten Einstellungswinkel der Bienen und Waldameisen, die den blauen Himmel noch niemals gesehen hatten, mit denen der Freilandtiere übereinstimmen. Es handelt sich somit bei der bevorzugten Senkrechteinstellung zur Schwingungsrichtung von *Apis mellifica* und bei der Parallel-, Diagonal- und Senkrechteinstellung von *Formica rufa* um angeborene Reaktionsweisen.

2. Die spontanen Einstellungen zur Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes und zu einer Lichtquelle

Die folgenden Versuche sollen das Spontanverhalten von Hummeln und Bienen zeigen, deren Einstellung zur Schwingungsrichtung einer Polarisationsfolie mit der zu einer Lichtquelle in Konkurrenz steht.

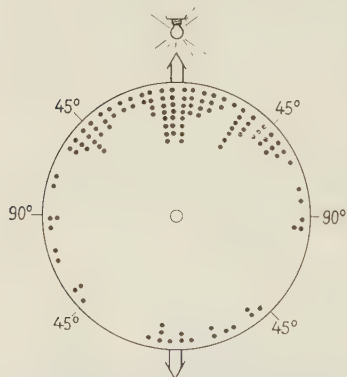


Abb. 11. Steht die spontane Einstellung zur Schwingungsrichtung (Doppelpfeil) mit der zu einer Lichtquelle in Konkurrenz, so wählt *Bombus hypnorum* eine Kompromißrichtung (45° zur Schwingungsrichtung)

In der unter Abschnitt 1. (s. S. 608) beschriebenen Versuchsanordnung werden die über der Anlage hängende Lampe sowie der Versuchsschirm entfernt. Als neue Lichtquelle diene eine in 58° Winkelhöhe und 95 cm Entfernung vom Startpunkt der Tiere angebrachte Taschenlampenbirne (3 W). Sie befand sich in der Richtung der Schwingungsebene der Folie.

Das Ergebnis eines dieser Versuche mit *Bombus hypnorum* zeigt Abb. 11. Für *Apis mellifica* fielen die Experimente grundsätzlich gleich aus. Der größte Teil der Versuchstiere läuft parallel zur Schwingungsrichtung und folgt damit gleichzeitig der positiven Lichtstimmung. Einige Tiere schlagen jedoch ihre Laufrichtung in einem Winkel von 45° zur Schwingungsrichtung ein — eine Einstellung, die Hummeln und Bienen in den Spontanversuchen unter polarisiertem Licht allein nicht zeigten. Diese Richtungswahl ist durch einen *Kompromiß* der Tiere zwischen Senkrechteinstellung zur Schwingungsrichtung sowie der positiven Lichteinstellung zu erklären. Prüfen wir nun *diese* Tiere in

¹ Herrn Dr. RENNER und Herrn Dr. JANDER bin ich für die Überlassung der Tiere zu großem Dank verpflichtet.

zwei Versuchen, in denen die beiden in Konkurrenz gesetzten Orientierungsmarken einzeln geboten werden, so zeigt sich einerseits ihre positive Phototaxis, andererseits aber, daß sie sich zwar vorwiegend senkrecht, aber auch parallel zur Schwingungsrichtung einstellen können. Die Wahl der Laufrichtung 0° oder 90° in bezug auf die Schwingungsrichtung ist also bei den einzelnen Tieren nicht festgelegt, sondern variabel.

3. Die Einstellung zur Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes nach vorangegangener Dressur

Wir benützen zur Klärung dieser Frage wiederum die Dacharena (s. S. 599) und überdecken sie mit einer Polarisationsfolie, deren Schwingungsrichtung nord-südlich verläuft. Die Hummeln (*Bombus hypnorum*) werden dressiert, ihren Ausflug in Richtung der Schwingungsebene im Süden aufzusuchen.

War der Himmel bedeckt, so genügte die Folie den Tieren nicht als eindeutige Orientierungsmarke, ihre Laufrichtungen lagen in der Dressurrichtung wie auch 180° zu ihr. Kam als zweite Orientierungshilfe die Sonne hinzu, so wählten die Hummeln nun vorwiegend die Dressurrichtung.

Um die Orientierung nach dem Folienlicht nachzuweisen, werden, ähnlich wie bei der Spiegelung der Sonne (s. S. 604), die Tiere in eine Konfliktsituation zwischen ihrer erlernten Einstellung zum polarisierten Licht und zur Sonne gebracht. Eine Drehung der Schwingungsrichtung der Folie um 90° bei Sonne beantworteten die Hummeln ebenfalls mit einer Drehung ihrer Laufrichtung um annähernd 90° . Sie entschieden sich hier für die alleinige Orientierung nach der Schwingungsrichtung, also alternativ, ebenso wie im Spiegelversuch, für eine der beiden gebotenen Orientierungsmarken. Der Widerspruch zwischen der bevorzugten Orientierung einmal nach der Sonne (bei deren Spiegelung), zum anderen nach dem polarisierten Licht (in dem oben genannten Versuch) mag auf die nahezu 100%ige Polarisation des Folienlichtes gegenüber dem nur zu 40–60% polarisierten Himmelslicht zurückzuführen sein.

III. Die Orientierung nach Gegenständen

1. Die spontane Bevorzugung bestimmter Figurmerkmale durch Hummeln und Bienen in Neststimmung

Mit großer Zielsicherheit vermag eine Hummel selbst in der dichtesten Sommerwiese ihren Nesteingang wieder zu finden. Fragen wir nach den Merkmalen, an denen sie sich auf ihren „Orientierungsflügen“ (WAGNER 1907) ihr Nest eingeprägt hatte, so sind diese je nach der

Niststätte in vielfältiger Weise durch Farbe und Form gekennzeichnet. Gleichbleibend für alle Nesteingangssituationen bleibt jedoch als einfachstes Symbol der dunkle Punkt des Flugloches. So sieht eine Hummelkönigin auch ein „schwarzes Loch“ als typisch für einen „Nesteingang“ an; sie zeigt uns dies deutlich durch ihr Verhalten auf ihren *Nestsuchflügen* im Frühjahr: Hier fliegt sie spontan dunkle Erd- oder Mäuselöcher, Spalten, Mauerritzen oder schwarze Flecken auf einer helleren Wand an. Ähnliches läßt sich an den Suchflügen der Schmarotzer-

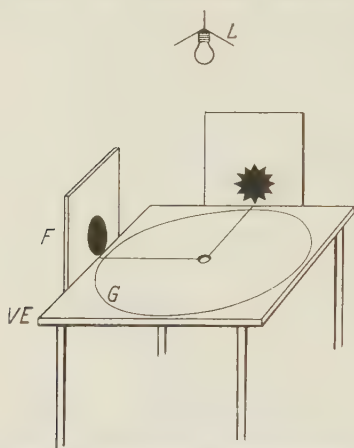


Abb. 12. Versuchsanordnung zur Prüfung der spontanen Bevorzugung bestimmter Figurmerkmale. VE Versuchsebene mit G Glasplatte überdeckt, F die gebotenen Figuren, L Glühlampe über dem Zentrum der Anlage

hummeln (*Psithyrus*) und der Wespenköniginnen beobachten. So scheint es, daß beim Nestanflug der Anblick des dunklen Nesteingangs eine nicht unbedeutende Rolle spielt.

Während sich die bisherigen Arbeiten über die Nestorientierung bei Hummeln und Bienen die Frage nach der Wirksamkeit der Orientierungsmarken in der Nestumgebung nach vorheriger Dressur vorlegten, soll hier die Bedeutung des schwarzen Flugloches herausgestellt werden. Mit Hilfe des spontanen Verhaltens von Hummeln und Bienen gegenüber verschiedenen gestalteten dunklen Nesteingängen soll versucht werden, Aufschluß über einige Eigenschaften eines „Fluglochschemas“ zu erhalten.

Versuchsanordnung (Abb. 12): Hummeln und Bienen betraten durch ein zentrales Loch, von unten kommend, die auf S. 599 beschriebene Versuchsebene. In wechselndem Abstand vom Mittelpunkt der Platte und in verschiedener Höhe über dem Versuchsfeld wurden die zu prüfenden Figuren angebracht. Für die ersten Versuche befestigte ich sie auf der Innenseite eines weißen Schirmes; später erwies es sich als vorteilhafter, die Figuren auf weiße Steriopor-Platten (25 × 25 cm) aufzustecken. Meist wurden zur Wahl zwei Figuren in einem Winkel von 90° oder 180° zueinander geboten oder es wurden gleichzeitig drei Figuren in einem Winkelabstand von 120° geprüft. Senkrecht über der Versuchsanordnung hing eine 200 W-Lampe.

Die Versuchstiere wurden etwa 5 Minuten vor Versuchsbeginn eingefangen. Bienen und Wespen fing ich im Freien beim Ausflug ab; Hummeln kamen direkt aus ihrem Nestraum.

Ein Vorversuch soll zunächst zeigen, daß Hummeln, Bienen und Wespen die Neigung haben, auf eine Fläche zuzulaufen, die sich dunkel gegen eine hellere Umgebung abhebt. Die auf eine schwarze Kreisscheibe gerichteten Laufstrecken werden aus der Abb. 13 ersichtlich. Nach einigen kreisenden Laufschleifen strebten die Tiere deutlich der

dunklen Fläche zu. Der Punkt wurde 16 cm von der Mitte des Versuchsfeldes entfernt geboten und hatte einen Durchmesser von 10 cm.

Dieses bevorzugte Aufsuchen dunkler Flächen scheint unter den Arthropoden weit verbreitet zu sein, ALVERDES (1930) bezeichnete das Verhalten als *Skototaxis*. Wir kennen diese Orientierungsform vor allem bei Schmetterlingen (*Macroglossum*, KNOLL 1922), Schmetterlingsraupen (*Lymantria*, HUNDERTMARK 1937), Ohrwürmern (*Forficula*, KLEIN 1934), verschiedenen Ameisenarten (WEIHRACH 1936, JANDER 1957), Isopoden (DIETRICH 1931) und decapoden Krebsen (ALVERDES 1930).

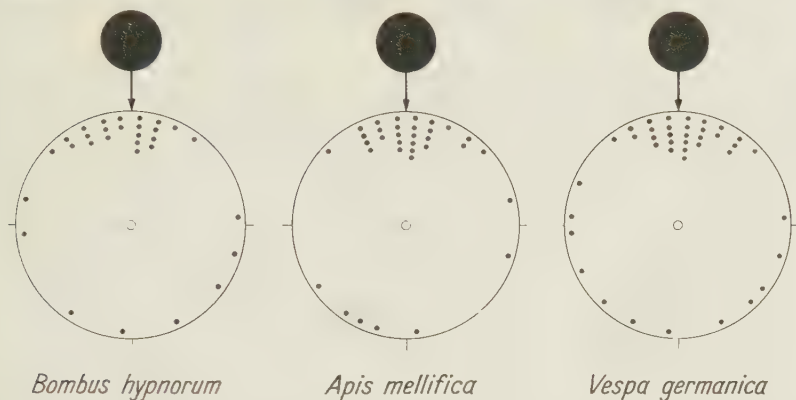


Abb. 13. Nachweis der „anlockenden“ Wirkung einer schwarzen Kreisscheibe auf *Bombus hypnorum*, *Apis mellifica* und *Vespa germanica*

Es muß betont werden, daß die Versuchstiere nicht negativ phototaktisch gestimmt waren, sondern, durch das Abfangen und Einsperren erregt, stets dem Lichte zustrebten. Wenn sie sich dennoch im Versuch den schwarzen Kreisflächen zuwandten, ist dies wohl durch die Annahme zu erklären, daß sie in den dunklen Punkten einen „Zufluchtsort“ sahen. Die Behauptung, daß diese „Zufluchtsstätte“ für sie sogar die Bedeutung eines „Nesteingangs“ hatte, soll durch die folgende Versuchreihe bewiesen werden.

a) **Der Einfluß der Farbe auf die Bevorzugung einer Figur.** Hummeln und Bienen sollen vor die Aufgabe gestellt werden, zwischen zwei Kreisscheiben zu wählen, von denen die eine konstant schwarz gehalten, die andere in ihrer Farbe variiert wird. Die Anlauffrequenzen dienen uns als Maß für die spontane Bevorzugung.

Eine schwarze und eine gelbe Kreisscheibe (Hering-Gelb, Nr. 4, 13,5 cm Ø) werden Arbeiterinnen eines *Bombus hypnorum*-Volkes in 30 cm Entfernung von der Mitte des Versuchsfeldes geboten. Sie bevorzugen in diesem Versuch deutlich die schwarze Fläche; 89% ihrer Laufrichtungen entfallen auf sie, während die gelbe Scheibe fast keine Besucherzahl aufweist (11% der Laufrichtungen). Eine Wiederholung

dieses Experimentes unter gleichen Versuchsbedingungen, aber mit *B. hypnorum*-Arbeiterinnen eines zweiten Volkes bestätigte dieses Ergebnis jedoch keineswegs. Die gelbe Scheibe wurde von ihnen diesmal mit 45 % der Laufrichtungen viel höher frequentiert. Dieser Unterschied

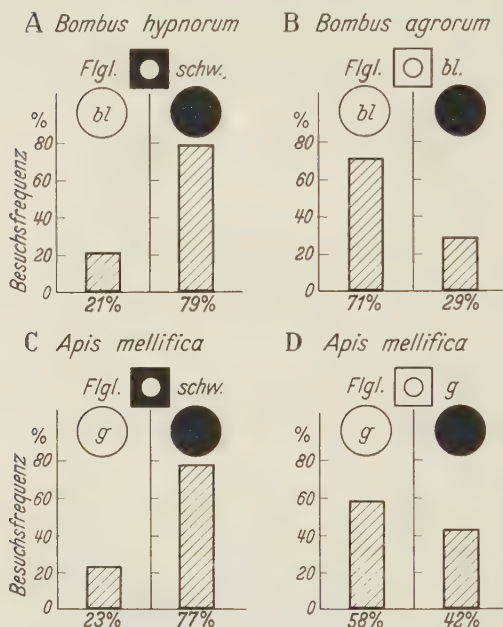


Abb. 14. Nachweis der Bevorzugung der Fluglochfarbe. Es ist die prozentuale Anzahl der Besuche dargestellt, welche auf die gebotenen Figuren entfielen. A *Bombus hypnorum* (Stock mit schwarzem Flugloch) zieht eine schwarze Kreisscheibe einer blauen vor, B Umgekehrt bevorzugt *Bombus agrorum* (Stock mit blauem Flugloch) eine blaue Kreisscheibe gegenüber einer schwarzen. Ebenso wählen

Bienen (C, D) vorwiegend die Farbe ihres Nesteinganges

klärte sich bald auf: Die beiden Völker hatten Nistkästen mit verschieden markiertem Flugloch! Diejenigen, welche die schwarze Scheibe gegenüber der gelben bevorzugt hatten, besaßen ein schwarz umrahmtes Flugloch an ihrem Nistkasten. Jene, für die auch gelb anlockend gewesen war, stammten aus einem Nest mit gelbem Flugloch.

Weitere Versuche (Abbildung 14 A, B) mit blauen Kreisscheiben (Heringblau, Nr. 13) bestätigten diesen Zusammenhang. Ebenso frequentierten Bienen in diesen Versuchen vorwiegend die Farbe ihres Flugloches (Abb. 14, C, D) ($p < 0,0027$).

Hiermit kann die Vermutung bestätigt werden, daß Hummeln und Bienen die gebotenen Figuren wirklich mit einem Nesteingang in Verbindung bringen.

Die Tatsache, daß schwarz auch gegenüber der Nesteingangsfarbe etwas anziehend wirkt, ebenso wie die Beobachtung, daß Hummelköniginnen stets Abhebungen vom Grund anfliegen, veranlaßt uns zur nächsten Fragestellung.

b) Der Einfluß der Abhebung vom Untergrund auf die Bevorzugung einer Figur. Ein einfacher Versuch mit Hummeln (*B. hypnorum*) gibt im wesentlichen bereits Aufschluß.

Zeigt man Hummeln eine schwarze und eine graue Kreisscheibe (13,5 cm Ø) in 30 cm Entfernung, so verteilen sich ihre Laufrichtungen ($n = 57$) wie folgt: schwarz 78 %, grau 22 %; (Kontrollversuch: schwarz

48 %; schwarz 52 %). Eine schwarze Kreisscheibe wird gegenüber einer grauen von den Hummeln also eindeutig bevorzugt ($p = < 0,0027$).

In drei weiteren Versuchsreihen wurden Bienen Kreisscheiben aus verschiedenen Graustufen auf gleichbleibend weißem Untergrunde zur Wahl gestellt. Verwendet wurden Ostwald-Graupapiere (mit der Bezeichnung *C—E—G—J—L*), außerdem schwarze und samtschwarze Flächen. Jeweils drei Figuren (9 cm $\varnothing$) wurden den Bienen gleichzeitig in 30 cm Entfernung von der Mitte der Versuchsanordnung gezeigt. Tabelle 3 bringt die Zahl der Anläufe auf die einzelnen Kreisscheiben.

Tabelle 3

Versuche mit Kreisscheiben verschiedener Abhebung vom weißen Untergrund

Versuch Nr.	Zahl der Werte	Besuchsfrequenz der Kreisscheiben (%)						
		<i>C</i>	<i>E</i>	<i>G</i>	<i>J</i>	<i>L</i>	Schwarz	Samt- Schwarz
I	40	—	—	13	—	30	—	57
II	40	—	13	—	22	—	65	—
III	40	17	—	33	—	50	—	—

Die Verteilung der Besuchsfrequenzen läßt eine deutliche Bevorzugung der jeweils dunkelsten Kreisfläche, die im Versuch geboten wurde, erkennen. Je stärker der Helligkeitsunterschied zwischen einer Figur und dem Untergrunde ist, desto anlockender wirkt sie für die Bienen ($p = < 0,05$).

Dies steht in guter Übereinstimmung mit Befunden am Falter *Macroglossum* (KNOLL 1922). Auch er wendet sich auf seinen „Dunkelflügen“ bei gleichbleibender Helligkeit der Unterlage den dunkelsten Flächen zu. Ebenso besuchen *Lepisma* (MEYER, zit. WEIHRACH 1936) und *Julus* (KLEIN 1934) dunkle Stellen am häufigsten.

c) Der Einfluß der Höhe, in der eine Figur über dem Versuchsfeld geboten wird, auf ihre Bevorzugung. Den Hummeln (*Bombus silvarum*) werden zwei schwarze Kreisscheiben (10 cm $\varnothing$, 30 cm Entfernung) in wechselnder Höhe über der Versuchsplatte zur Wahl gestellt. Die eine Fläche bleibt stets am Horizont, während die andere 10, 20 oder 30 cm über der Laufplatte befestigt wird.

Die Verteilung der 115 registrierten Laufrichtungen ist in Abb. 15 unter der jeweiligen Stellung der Kreisscheiben in den vier Versuchen angegeben. Der Wettbewerb zwischen zwei verschieden hoch über der Laufplatte befestigten Kreisscheiben fällt stets zugunsten der tieferen aus. Auf den 10 cm über dem Horizont befindlichen Punkt entfallen 13 der 30 Laufrichtungen (43 %); steht er in 20 cm Höhe, so wird er in 11 von 30 Fällen gewählt (37 %), und in 30 cm Höhe wird er von 30 Hummeln nur noch 7mal aufgesucht (23 %).

Ähnliches ergaben Untersuchungen an den Eirauen von *Lymantria* (HUNDERTMARK 1937).

d) **Der Einfluß der Größe auf die Bevorzugung einer Figur.** In den folgenden Versuchen mit Arbeiterinnen der Waldhummel *Bombus silvarum* und mit Bienen prüfte ich die Wirkung verschieden großer, schwarzer Kreisscheiben auf weißem Untergrund. Den Versuchstieren wurden zwei Scheiben zur Wahl gestellt, von denen die eine als Bezugsgröße diente und stets den Durchmesser 10 cm behielt („konstante Fläche“), während die andere, zu ihr in Konkurrenz gesetzte, einen wechselnden Durchmesser besaß („variable Fläche“). Auf diese Weise konnte ich die optische Wirkung schwarzer Kreisscheiben von 1—20 cm Durchmesser prüfen. Die Flächen befanden sich bei den Versuchen mit Hummeln in 19,5 cm, mit Bienen in 22 cm Entfernung vom Zentrum des Versuchsfeldes.

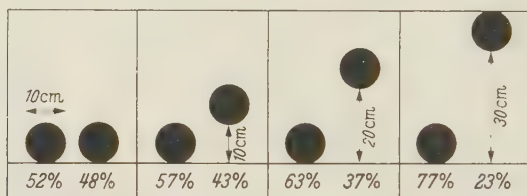


Abb. 15. Mit zunehmender Höhe, in der eine Kreisscheibe über dem Versuchsfeld geboten wird, vermindert sich ihre „anlockende“ Wirkung für die Waldhummel. Unter der Stellung der schwarzen Figuren in den 4 Versuchen ist die jeweilige Besuchsfrequenz angegeben

α) Die *Ergebnisse* von 11 Versuchen, in denen 351 Laufrichtungen der Waldhummel registriert wurden, gibt die ausgezogene Kurve in Abb. 16 wieder. Es sind hier die Besuche aufgetragen (Ordinate), welche auf die in der Größe variierten Kreisscheiben (Abszisse) entfielen.

Der Verlauf der Kurve macht deutlich, daß für die Waldhummel verschieden große, schwarze Kreisscheiben auf weißem Grund in verschiedenem Maße anlockend wirken. Flächen mit dem Durchmesser 3,5—7 cm werden gegenüber einer mit 10 cm Durchmesser klar bevorzugt. Eine Kreisscheibe von 5 cm Durchmesser weist die höchste Besucherzahl (70% der Laufrichtungen) auf und scheint somit eine besonders günstige Wirkung auf die Hummeln zu haben¹. Dagegen werden Kreisscheiben mit einem Durchmesser unter 2 cm und über 13 cm gemieden. Das Verhalten von *B. silvarum* gegenüber einer 20 cm großen Fläche ist deutlich zögernd und ablehnend. [Ein späterer Versuch (s. S. 620) wird zeigen, daß *B. hypnorum* sich hier anders verhält.] Be-

¹ Der Durchmesser des Flugloches am Nistkasten des *Bombus silvarum*-Volkes betrug 2 cm. Die Eingänge der Hummelnester im Freiland sind außerordentlich vielfältig (Starenkasten, Schuppenfenster, Dachritze). Es läßt sich deshalb kein allgemeiner Durchmesser für ein Flugloch angeben.

findet sich überhaupt keine schwarze Fläche, sondern nur die leere weiße Platte gegenüber dem konstanten Punkt, der ebenfalls auf einer weißen Platte befestigt ist, so wirkt diese helle Fläche für *B. silvarum* auch in einzelnen Fällen (16% der Laufrichtungen) anziehend; dies erklärt den Kurvenbeginn. Der Durchgang der Kurve nahe 50% bei einem Durchmesser von 10 cm für den variablen Punkt (gegenüber dem konstanten Punkt mit ebenfalls 10 cm $\varnothing$) bestätigt uns, daß die erhaltenen Unterschiede in der Besucherzahl allein auf die wechselnde Größe der schwarzen Kreisscheiben zurückzuführen sind.

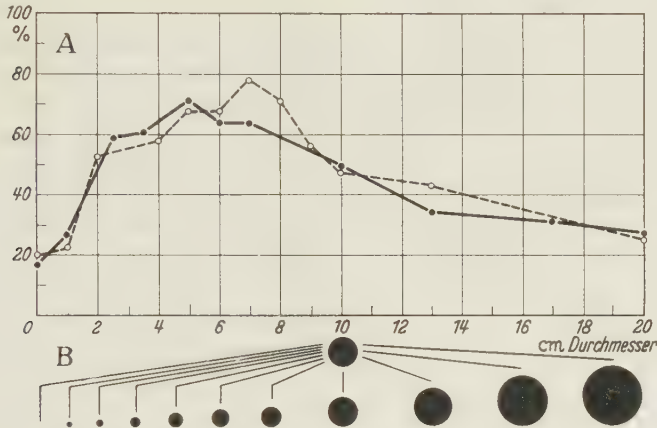


Abb. 16. A Nachweis der Bevorzugung einer bestimmten Größe einer schwarzen Kreisscheibe. Einer konstant großen Kreisscheibe (10 cm $\varnothing$) wurden Kreisscheiben von 0 bis 20 cm $\varnothing$ (Abszisse) gegenübergestellt und die auf diese Flächen gerichteten Besuche (Ordinate) hier dargestellt. Für die Waldhummer zeigt die ausgezogene Kurve eine maximale Bevorzugung einer Kreisscheibe mit 5 cm, die gestrichelte Kurve für die Bienen eine mit 7 cm Kreisdurchmesser. B Die für die Versuche mit der Waldhummer verwendeten Kreisscheiben im Maßstab 1:25

β) Die vergleichenden Versuche mit *Bienen* über die Bedeutung der Größe einer schwarzen Fläche fielen prinzipiell ähnlich aus wie mit Hummeln. Die gestrichelte Kurve in Abb. 16 veranschaulicht uns wieder die Anlauffrequenzen der Bienen auf die in der Größe variierten Punkte. 12 Versuche mit 469 aufgezeichneten Laufrichtungen liegen ihr zugrunde. Die spontan bevorzugte Größe eines schwarzen Punktes liegt für die Bienen bei einem Kreisdurchmesser von 5—8 cm.

Die statistische Prüfung ergab, daß der Unterschied zwischen der Besuchsfrequenz der Hummeln, welche auf die Kreisscheibe mit 5 cm $\varnothing$ entfiel, und der Besuchsfrequenz der Kreisscheibe von 20 cm $\varnothing$ gut gesichert ist, $p = < 0,0027$. Ebenso erwies sich auch für die Bienen der Unterschied in der Anzahl der Besuche einer Kreisscheibe mit 7 cm und mit 20 cm $\varnothing$ als gefestigt, $p = < 0,0027$.

Auch für *Macroglossum* (KNOLL 1922) haben schwarze Flächen auf heller Unterlage nur innerhalb einer bestimmten Größengrenze eine

optische Anziehungskraft. Seine Vorzugsgröße liegt bei einem Kreisdurchmesser von 4,5 cm und unterscheidet sich somit nicht wesentlich von derjenigen der Hummeln und Bienen.

Diese spontane Bevorzugung einer Kreisscheibe von bestimmter Größe ermöglicht es uns, die folgende Frage zu stellen:

e) Besitzen Hummeln und Bienen die Fähigkeit der optischen Entfernungswahrnehmung? Prüfen wir dieses Problem, indem wir uns die Frage vorlegen, ob Hummeln und Bienen die Größe einer schwarzen Kreisfläche auf weißem Grund unabhängig von ihrer Entfernung wahrzunehmen vermögen!

α) Versuche mit Bombus silvarum. 1. Den Arbeiterinnen wird in 19 cm Entfernung von der Mitte des Versuchsfeldes eine schwarze Kreisscheibe mit 10 cm $\varnothing$ gegenüber einer mit 5 cm $\varnothing$ zur Wahl gestellt (Abb. 17 A₁). Wie wir bereits oben sahen, sind in diesem Versuch 70% der Laufrichtungen auf den kleineren, 5 cm großen Punkt gerichtet. Nun wird dieser Punkt in den doppelten Abstand von der Mitte der Versuchsplatte gesetzt (also in 38 cm Entfernung), während der 10 cm große Punkt in 19 cm Entfernung verbleibt (Abb. 17 A₂). Der größte Teil der Läufe (72%) ist auf die auch im ersten Versuch bevorzugte Kreisscheibe mit 5 cm $\varnothing$ gerichtet, obwohl sie den Hummeln jetzt unter einem nur halb so großen Blickwinkel erscheint.

2. In einem Gegenversuch (Abb. 17 A₃—A₄) werden den Hummeln zwei gleich große Kreisscheiben, beide mit dem Durchmesser 10 cm in 19 cm Entfernung, in Konkurrenz gestellt. Sie werden gleich stark frequentiert (48% bzw. 52%). Eine dieser Kreisscheiben wird nun wieder in die doppelte Entfernung von der Mitte der Versuchsplatte versetzt (38 cm) und erscheint den Hummeln nun unter einem halb so großen Blickwinkel wie die Vergleichsfläche. Dennoch werden beide Punkte gleichmäßig besucht¹; auf die entferntere wie auf die nahe Kreisscheibe mit je 10 cm $\varnothing$ entfallen 50% der Laufrichtungen.

β) Versuche mit Bombus hypnorum. Diese Versuchsreihe behandelt das Problem in ähnlicher Weise, nur daß die Hummeln hier die größere der beiden Kreisscheiben vorziehen.

1. Stellt man *Bombus hypnorum*-Arbeiterinnen eine schwarze Kreisscheibe mit 10 cm $\varnothing$ und eine mit 20 cm $\varnothing$ (35 cm Entfernung) zur Wahl (Abb. 17 B₁), so bevorzugen sie, im Gegensatz zu *Bombus silvarum* (s. S. 618), die 20 cm große Kreisscheibe. Setzt man diesen Punkt nun

¹ Dieser Versuch zeigt auch, daß eine Beeinflussung der Versuchsergebnisse durch Unterschiede in der Beleuchtungsstärke der verschieden weit von der Lichtquelle entfernten Anordnungen (schwarze Kreisscheibe auf weißer Platte) nicht stattgefunden haben kann. Die Tiere hätten sonst in diesem Versuch die von der Lampe entferntere, also dunklere Anordnung bevorzugen müssen.

in doppelten Abstand (also in 70 cm Entfernung), so erscheinen den Hummeln beide Punkte von ihrem Startpunkt aus unter gleichen Blickwinkeln (Abb. 17 B₂). Dennoch wirkt wieder die Kreisscheibe mit 20 cm $\varnothing$ anlockend: 74% der Laufrichtungen sind auf sie gerichtet.

2. Der Gegenversuch (Abb. 17 B₃—B₄) zeigt zunächst, daß 2 Kreisscheiben, beide mit 20 cm $\varnothing$ in 35 cm Entfernung von der Mitte der Lafebene, gleichmäßig besucht werden (48% bzw. 52%). Eine Versetzung einer dieser Kreisscheiben in den doppelten Abstand vom Plattenzentrum ändert die Besucherzahl nicht, die Kreisscheiben werden gleich stark mit 49% und 51% angelaufen.

γ) Versuche mit *Apis mellifica*. Den Bienen werden gleichzeitig drei schwarze Kreisscheiben auf weißer Unterlage in einem Winkelabstand von 120° geboten:

1. In einer Entfernung von 20 cm vom Zentrum des Versuchsfeldes befinden sich eine Kreisscheibe mit 5 cm (A), eine mit 7,5 cm (B) und eine mit 10 cm $\varnothing$ (C) (Abb. 17 C₁). Von 112 registrierten Laufrichtungen entfallen 30 Besuche (27%) auf A, 54 Besuche (47%) auf B und 29

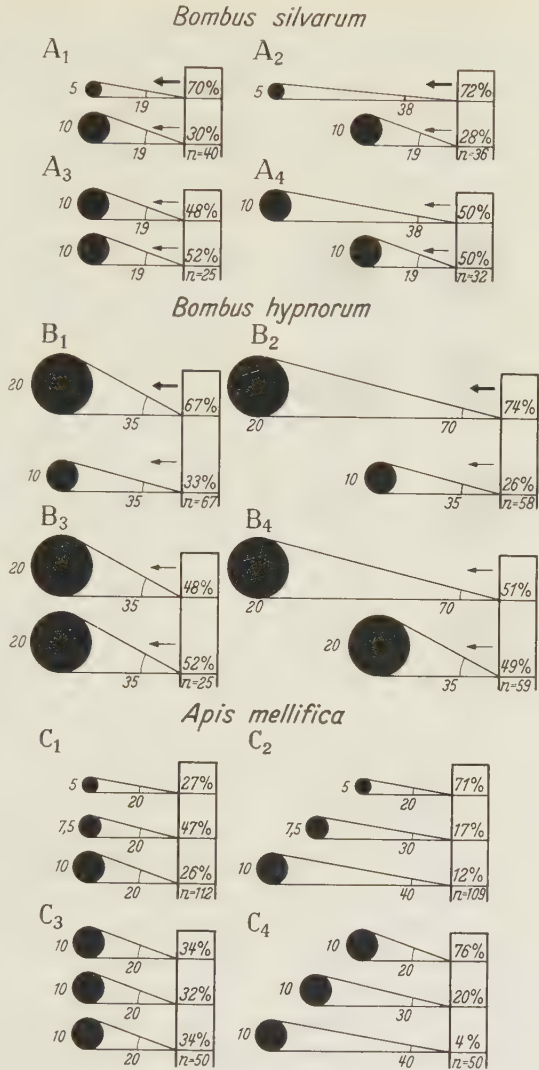


Abb. 17. Nachweis der Entfernungswahrnehmung von *Bombus silvarum* (A₁—A₄), *Bombus hypnorum* (B₁—B₄) und *Apis mellifica* (C₁—C₄). Größe und Entfernung der schwarzen Kreisscheiben sind in cm angegeben und die Anzahl der auf sie gerichteten Besuche aus den Prozentzahlen ersichtlich. n Zahl der Einzelversuche. *Bombus silvarum* und *B. hypnorum* bevorzugen eine bestimmte Größe einer schwarzen Fläche unabhängig von ihrer Entfernung. *Apis mellifica* wählt stets die nächststehende Kreisscheibe

Besuche (26%) auf *C*. Die Bienen bevorzugen also den Punkt mit 7,5 cm $\varnothing$, daneben wirken jedoch auch die Kreisscheiben mit 5 und 10 cm etwas anlockend. Nun wird Punkt *B* in 30 cm, *C* in 40 cm Abstand vom Startpunkt der Bienen gerückt, während *A* in 20 cm Entfernung verbleibt (Abb. 17 C_2). Die 109 aufgezeichneten Laufrichtungen verteilen sich wie folgt: *A* mit 77 Besuchen (71%), *B* mit 18 Besuchen

(17%) und *C* mit 14 Besuchen (12%). Obwohl die drei unterschiedlich großen Kreisscheiben in solchen Entfernungen stehen, daß sie den Bienen unter gleichem Blickwinkel erscheinen, bevorzugen sie den am nächsten stehenden Punkt mit 5 cm $\varnothing$. Eine Wahl für die im vorigen Versuch bevorzugte Punktgröße besteht nicht.

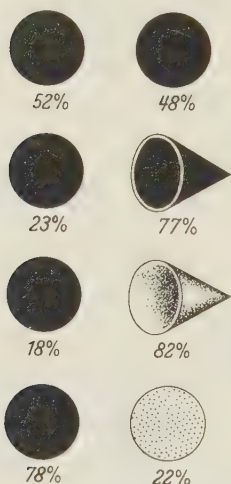


Abb. 18. Nachweis der Bevorzugung einer Trichterform gegenüber einer Fläche. Unter den 4 Versuchen ist die jeweilige Besuchsfrequenz in Prozenten angegeben

2. In einem Gegenversuch (Abb. 17, C_3-C_4) werden drei gleich große Kreisscheiben (*A*, *B*, *C*) von 10 cm $\varnothing$ und einem Abstand von 20 cm gleichmäßig besucht. Von 50 Laufrichtungen entfallen auf *A* 34%, auf *B* 32% und auf *C* 34%. Im nächsten Versuch verbleibt Punkt *A* in 20 cm Abstand, *B* wird dagegen in 30 cm, *C* in 40 cm Abstand gerückt. Nun wird der nächststehende Punkt *A* den gleich großen, aber entfernteren Punkten *B* und *C* vorgezogen. Auf *A* sind 76%, auf *B* 20% und auf *C* 4% der 50 Besuche gerichtet.

Diese Versuchsdaten scheinen auf die Fähigkeit der Entfernungswahrnehmung hinzuweisen. Während Hummeln eine bestimmte Größe

einer schwarzen Fläche aus verschiedenen Entfernungen wählen, bevorzugen Bienen stets den ihnen am nächsten befindlichen Punkt ($p = 0,01$ und kleiner). Beider Verhalten müßte das Erkennen der Entfernung der gebotenen Flächen voraussetzen, eine Fähigkeit, wie sie auch für die gezielte Landung auf Blüten oder am Flugloch notwendig erscheint.

Aus den Untersuchungen TINBERGENS (1938) über die Orientierung des Bienenwolsfs läßt sich ein Hinweis für die eventuelle Fähigkeit des Entfernungssehens entnehmen: Hier bevorzugten die Wespen größere, entferntere Marken vor kleineren nahen, obwohl vom Nesteingang beide unter demselben Gesichtswinkel erschienen. Die Fähigkeit der Entfernungslokalisation ist für die Libellenlarve *Aeschna* (BALDUS 1926) nachgewiesen.

f) Der Einfluß der räumlichen Ausdehnung auf die Bevorzugung einer Figur. Ein Nesteingang wird nicht allein durch eine dunklere Stelle in heller Umgebung charakterisiert. Der stets in die Tiefe führende

Kanal vermittelt zusätzlich einen räumlichen Eindruck. Ob sich auch dieses typische Merkmal durch das spontane Verhalten der Hummeln gegenüber Figuren, welche das Flugloch versinnbildlichen, nachweisen läßt, soll hier geprüft werden.

Den Hummeln (*Bombus hypnorum*) wird in 35 cm Entfernung von der Mitte des Versuchsfeldes auf weißem Grund eine schwarze Kreisscheibe mit 20 cm $\varnothing$ gegenüber einem schwarzen Trichter geboten, dessen Öffnung ebenfalls 20 cm beträgt. Mit großer Deutlichkeit laufen die Tiere auf den Trichter zu; von 35 aufgezeichneten Richtungswahlen entfallen 27 (77%) auf den schwarzen Trichter, während die schwarze Kreisscheibe nur 8 (23%) aufweist (Abb. 18).

Durch die Schattenwirkung erscheint der Trichter im Innern dunkler als die Kreisscheibe. Da eine dunkle Fläche anlockender als eine helle wirkt, müssen wir diesen Versuch wiederholen, indem wir den Hummeln gegenüber der schwarzen Scheibe nun einen grauen Trichter bieten. Dieser ist auch in seiner beschatteten Tiefe heller als die schwarze Kreisscheibe. Dennoch sind von 34 Laufrichtungen 28 (82%) auf den grauen Trichter gerichtet. Dies scheint zu zeigen, daß die Hummeln die Trichter auf Grund ihrer räumlichen Ausdehnung der gebotenen Fläche vorziehen ($p = < 0,0027$).

Eine Beobachtung über die Orientierung des Bienenwolfes in Nestnähe (TINBERGEN 1938) weist auch hier auf etwas Ähnliches hin. TINBERGEN schreibt: „Daß die Tiere den Unterschied zwischen beiden Markenarten (Kreisscheibe und Trichter) vermutlich merkten, geht aus ihrem merkwürdigen Verhalten den eingesenkten Kegeln gegenüber hervor: Oft wurden diese lange umflogen, und gar nicht selten ließ sich eine Wespe in einem Kegel nieder.“

Auch in einer anderen Situation, nämlich auf der Futtersuche, bieten Figuren mit Tiefenwirkung für Hummeln einen starken Reiz. So werden trichterförmige Blütenmodelle den flächigen weit vorgezogen (KUGLER 1943). Wie sehr jedoch die im allgemeinen den Futterplatz charakterisierenden Gestaltmerkmale sich von denjenigen des Flugloches unterscheiden, sollen die folgenden Versuche zeigen.

g) Der Einfluß der Gliederung auf die Bevorzugung einer Figur.

α) *Versuche mit Hummeln* (Abb. 19). Arbeiterinnen eines *Bombus hypnorum*-Volkes werden in 30 cm Entfernung von der Mitte der Versuchsplatte auf weißem Grund eine schwarze Kreisscheibe A (20 cm $\varnothing$) und ein schwarzer engzackiger Stern B (20 cm $\varnothing$) aufgestellt. Die 32 Richtungswahlen verteilen sich nicht sehr unterschiedlich auf beide Figuren, der schwarze Punkt erhält 19 (59%), der Stern 13 (41%) Besuche.

Die beiden Konkurrenzfiguren werden in bezug auf ihre Gliederung stärker verschieden gemacht. Den Hummeln wird gegenüber der Kreisscheibe A nun ein schwarzes Kreuz C (20 cm Balkenlänge) geboten.

Beide Figuren sind von der Mitte 30 cm weit entfernt. In 30 Einzelversuchen wird die Kreisscheibe 23mal (74%), das Kreuz nur 8mal (26%) besucht.

Den Hummeln, diesmal Arbeiterinnen eines *Bombus silvarum*-Nestes, wird eine Kreisscheibe *D* (10 cm $\varnothing$) aufgestellt, in Konkurrenz zu vier kleineren Kreisscheiben *E* (5 cm $\varnothing$), welche dem Punkt *D* flächengleich sind. Die Verteilung der 30 Laufrichtungen, von denen 23 (77%) auf die Kreisscheibe *D*, dagegen nur 7 (23%) auf die vier kleineren Kreisscheiben *E* gerichtet sind, zeigt, daß die anlockende Wirkung auf die „Konturarmut“ der Figuren, nicht auf die Flächenausdehnung zurückzuführen ist.

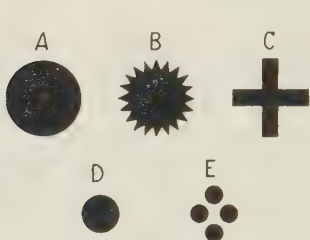


Abb. 19. Figuren zum Nachweis der Bevorzugung der konturärmsten Figur durch Hummeln in Neststimmung (Maßstab 1:20)

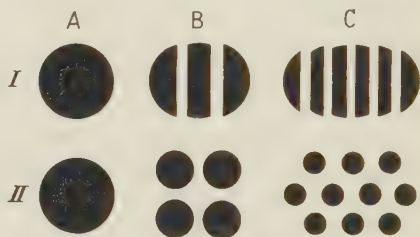


Abb. 20. Figuren zum Nachweis der Bevorzugung der konturärmsten Figur durch Bienen in Neststimmung (Maßstab 1:10)

β Versuche mit Bienen. Im Versuch I wurden den Tieren folgende drei Figuren in 30 cm Entfernung zur Wahl geboten (Abb. 20): 1. eine schwarze Kreisscheibe *A* (10 cm $\varnothing$), 2. ein breites Streifenmuster *B* und

3. ein feines Streifenmuster *C*. Figuren *B* und *C* sind durch Zerlegen des Punktes *A* in verschieden breite Streifen entstanden und ihm somit flächengleich. Die Konturlängen der Figuren verhalten sich etwa wie 1:2:4. Im Versuch II wur-

Tabelle 4. Der Einfluß der Gliederung einer Figur auf die Wahl der Laufrichtungen

Versuch Nr.	Zahl der Werte <i>n</i>	Besuchsfrequenz der Figuren (%)		
		<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>
I	60	52	30	18
II	62	50	35	15

den der Kreisscheibe *A* zwei Figuren *B* und *C* gegenübergestellt, die durch Aufteilung aus der Fläche des Punktes *A* in kleinere Kreisscheiben (5 bzw. 3,2 cm $\varnothing$) hervorgingen. Der Umfang der Kreise in den Figuren steht etwa im Verhältnis 1:2:3.

Die Konturabstände der Figuren lagen, mit 1,5 cm Breite aus 30 cm Entfernung gesehen, über dem optischen Auflösungsvermögen des Bienen-*auges*¹, so daß die Tiere die Gliederung der Figuren erkennen mußten und nicht etwa nur eine homogene „graue“ Fläche sahen.

¹ HERTZ (1935) gibt den Konturabstand, welcher ausreicht, die optomotorische Reaktion einer Biene im Schwarz-Weiß-Zylinder auszulösen, bei 10 cm Abstand mit 4–5 mm an.

Das Ergebnis von Versuch I und II ist in Tabelle 4 dargestellt. Es wird deutlich, daß die Entscheidung der Bienen stets zugunsten der konturärmsten, am wenigsten gegliederten Form ausfällt ($p = < 0,008$).

Eine schwarze Kreisscheibe (7 cm $\varnothing$) und ein schwarzer Stern (7 cm $\varnothing$) werden den Bienen gleichzeitig in 28 cm Entfernung geboten (Abb. 21). 60 Laufrichtungen verteilen sich zu 72% auf die Kreisscheibe, zu 28% auf den Stern.

Diese Bevorzugung der geschlossenen Form könnte jedoch auf die optimale Größe zurückzuführen sein, da die Sternfigur der Kreisscheibe



Abb. 21. Erklärung s. im Text

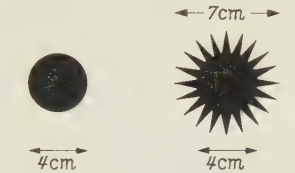


Abb. 22. Erklärung s. im Text

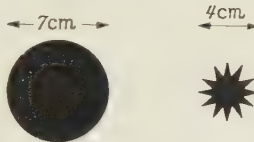


Abb. 23. Erklärung s. im Text

zwar an Konturlänge überlegen war, jedoch eine viel geringere schwarze Flächenausdehnung besaß. So wurde folgender Versuch angesetzt:

Einer Kreisscheibe mit nur 4 cm $\varnothing$ wurde ein Stern mit 7 cm $\varnothing$ gegenübergestellt (Abb. 22). Die schwarze Fläche im Zentrum der Sternfigur hatte mit 4 cm denselben Durchmesser wie die Kreisscheibe. Dennoch entfielen von 37 Einzelversuchen 87% auf die Kreisscheibe, 13% auf den Stern.

In einem Gegenversuch mit einer Kreisscheibe von 7 cm $\varnothing$ und einer Sternfigur von 4 cm $\varnothing$ wurde, wie zu erwarten, die Kreisscheibe in 80% der Laufrichtungen gewählt (Abb. 23).

Die spontane Wahl tendenz zugunsten der schwarzen Kreisfläche beruhte somit nicht auf ihrer Größe, sondern auf ihrer ungegliederten Gestaltung ($p = < 0,0027$).

Mit Hilfe eines Luxmeters wurde zu einer schwarzen Sternfigur (9 cm $\varnothing$) eine annähernd hellkeitsgleiche, graue Kreisscheibe (9 cm $\varnothing$) ermittelt (Graustufe *J* der Ostwald-Grauserie). Im Versuch wurden beide Figuren auf weißem Grund in 28 cm Entfernung aufgestellt. Von 56 Laufrichtungen entfielen 64% auf die graue Fläche, 36% auf die schwarze Sternfigur. Hieraus wird deutlich, daß eine ungegliederte Form, selbst bei Verminderung ihrer Abhebung vom Grund gegenüber

einer gegliederten, sich stark von der Unterlage abhebenden, noch etwas reizstärker ist.

Die spontane Bevorzugung von schwarzen Figuren ist bei Hummeln und Bienen um so größer, je konturärmer, also je ähnlicher einem „Loch“ sie gestaltet sind. Dies steht in vollem Gegensatz zu dem Verhalten der Tiere am Futterplatz (KUGLER 1943, HERTZ 1930). Hier bevorzugten sie stets die konturreichsten Figuren. Dies ist ein besonders eindringliches Beispiel dafür, wie sehr die spontane Wahl tendenz von der jeweiligen Stimmung der Tiere abhängt. Ihr Verhalten in den verschiedenen Situationen wird hierdurch biologisch sinnvoll.

2. Das Aufsuchen einer Figur oder einer Lichtquelle in Abhängigkeit von der Tageszeit

Bei der Prüfung der bevorzugten Eigenschaften einer schwarzen Figur fiel auf, daß Hummeln am Nachmittag und Abend die dunklen

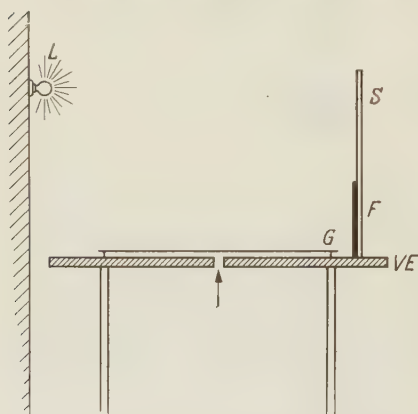


Abb. 24. Versuchsanordnung zum Nachweis der Bevorzugung einer Lichtquelle bzw. einer schwarzen Fläche in Abhängigkeit von der Tageszeit. VE Versuchsebene mit G Glasplatte überdeckt. L Lichtquelle, gegenüber auf S Schirm F schwarze Fläche

Flächen viel zielsicherer und „eiliger“ anliefen, während sie am Morgen oft längere Zeit auf der Versuchsebene kreisten, bevor sie den schwarzen Flächen zustrebten. In den folgenden Versuchen werden deshalb eine Lichtquelle und eine dunkle Fläche in Konkurrenz gesetzt, und die spontanen Wahlen von Hummeln und Bienen zu verschiedenen Tageszeiten registriert.

Versuchsanordnung (Abb. 24): Die waagrechte Versuchsebene (s. S. 599) betraten die Tiere von unten kommend durch ein Loch in der Mitte des Versuchsfeldes. In 50 cm Entfernung und 45 cm Höhe über der Versuchsplatte (also in 42° Winkelhöhe vom Startpunkt der Tiere) befand sich

auf der weißen Wand die Lichtquelle (Taschenlampenbirne 3 W). 180° dazu stand in 36 cm Entfernung eine weiße Platte (50×52 cm). Auf ihr war die schwarze Kreisfläche (20 cm Ø für *Bombus*, 10 cm Ø für *Apis*) befestigt. Die Raumtemperatur wurde konstant gehalten (24,5° C).

Die Versuchsergebnisse für *Bombus hypnorum* sind in Tabelle 5 zusammengefaßt.

Drei Versuche am Morgen (7⁵⁶—9³² Uhr) und drei Versuche am Abend (18⁵⁸—20¹⁴ Uhr) brachten im Einzelversuch, besonders deutlich jedoch im Gesamtergebnis, Unterschiede in der Wahl tendenz. Während in den

morgentlichen Versuchen die Lichtquelle bevorzugt wird, sind am Abend mehr Laufrichtungen auf die Figur gerichtet ($p = < 0,0027$).

Tabelle 5

Aufsuchen einer Figur oder einer Lichtquelle in Abhängigkeit von der Tageszeit

Versuchsreihe I				Versuchsreihe II			
Datum	Uhrzeit	Besuchsfrequenz		Datum	Uhrzeit	Besuchsfrequenz	
		Lampe	Figur			Lampe	Figur
27. 7. 57	7 ⁵⁶ —9 ⁰⁸	20	15	28. 7. 57	19 ⁰⁷ —20 ⁰⁴	13	21
29. 7. 57	8 ⁰³ —9 ⁰⁴	25	10	30. 7. 57	19 ⁰⁰ —20 ¹⁴	15	18
12. 8. 57	8 ¹⁷ —9 ³²	26	10	12. 8. 57	18 ⁵⁸ —20 ⁰⁶	10	21
Gesamtverteilung der Besuche		71 67 %	35 33 %	Gesamtverteilung der Besuche		38 39 %	60 61 %

In einem Vergleichsversuch mit Bienen läßt sich diese tageszeitliche Abhängigkeit in der Bevorzugung einer Figur bzw. einer Lichtquelle nicht so deutlich erkennen. Es sei hier nur das Gesamtergebnis aus 10 Einzelversuchen angegeben:

Uhrzeit: 8 ¹⁵ —10 ⁵⁵		Uhrzeit: 16 ³⁰ —19 ⁴⁵	
Lampe	Figur	Lampe	Figur
130	51	90	78
72 %	28 %	54 %	46 %

Zwar deutet sich auch hier ein Unterschied in der prozentualen Verteilung der Wahlen am Morgen und Abend an, er liegt jedoch noch im Zufallsbereich.

Nach diesen Versuchen über das Spontanverhalten der Hummeln zu schwarzen Figuren wenden wir uns nun jenen Orientierungsleistungen in bezug auf eine dunkle Fläche zu, welchen ein Erlernen zugrunde liegt.

3. Gegenstands- und Himmelsorientierung in Konkurrenz gebracht

Arbeiterinnen und junge Königinnen eines *Bombus terrestris*-Nestes werden in der Dacharena (s. S. 599) dressiert, ihren Ausflug im Süden aufzusuchen. Hierbei wird ihnen an Arenarand im Osten, also 90° links auf ihrem Weg zum Flugloch, eine schwarze Platte (25 × 25 cm) gezeigt. Nach Erlernen dieser Situation werden die Tiere durch Versetzen der Dressurscheibe bei blauem und bei bewölktem Himmel in einen Konflikt zwischen Gegenstands- und Himmelsorientierung gebracht.

Die Versuchsergebnisse (Abb. 25). Zunächst überzeugen wir uns, daß die Dressur erfolgreich war: In einem Kontrollversuch unter blauem Himmel und mit unveränderter Stellung der schwarzen Platte wählen die Hummeln die Süd-Richtung mit einer geringen Abweichung von $\alpha_1 = 5 \pm 9,1^{\circ \ 1}$ (Abb. 25, A).

¹ Mittelwert der Laufrichtungen und sein mittlerer Fehler (σ^m).

Das Versetzen der dunklen Fläche um 90° nach links bei Sonne und fast wolkenlosem Himmel hat eine Abweichung von der Süd-Dressurrichtung um $\alpha_2 = 23,8 \pm 9,7^\circ$, ebenfalls nach links, zur Folge (Abb. 25, B). Die Hummeln ziehen also ein Mittel aus den beiden in Konflikt gesetzten Orientierungsmarken, der vom Himmel gelieferte Orientierungsfaktor

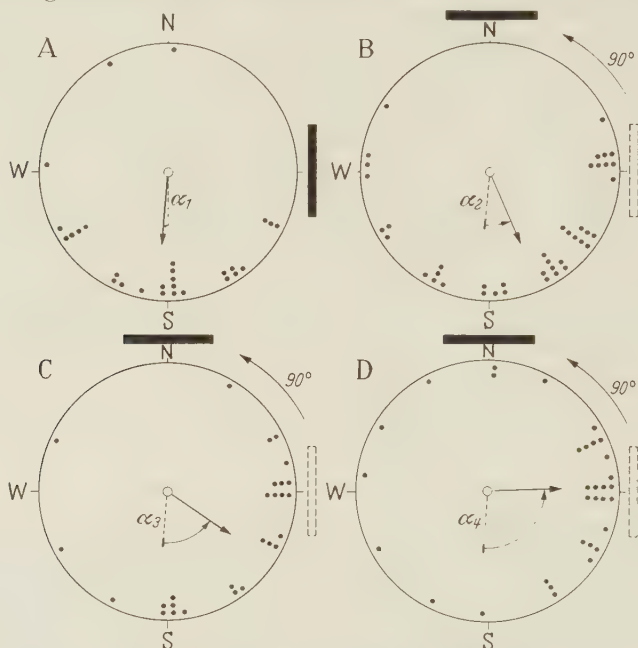


Abb. 25. Nachweis der gleichzeitigen Orientierung von *Bombus terrestris* nach einer schwarzen Scheibe und dem Himmel. A Die Hummeln suchen bei wolkenlosem Himmel und unveränderter Stellung der schwarzen Fläche ihren Nestausgang im Süden auf. B Die Versetzung der Fläche um 90° bei wolkenlosem Himmel beantworten die Hummeln nur mit einer kleinen Richtungsabweichung. C Mit zunehmender Bewölkung gewinnt die schwarze Scheibe an Bedeutung für die Orientierung. D Bei völlig bedecktem Himmel ist die schwarze Fläche allein richtungsweisend

überwiegt jedoch. Mit zunehmender Bewölkung, also mit der Verminderung der Orientierungsmöglichkeit nach Sonne und polarisiertem Licht, gewinnt die schwarze Scheibe bei einer Versetzung um 90° immer mehr an „Wert“ für die Orientierung (die Abweichung der Laufrichtungen von Süden wird stärker!), bis bei völlig bedecktem Himmel die schwarze Fläche allein richtungsweisend ist. So weichen die Hummeln unter stark bewölktem Himmel bei einer Veränderung der schwarzen Platte um 90° um $\alpha_3 = 55,4 \pm 9,7^\circ$ ab (Abb. 25, C), bei völlig bedecktem Himmel dagegen um $\alpha_4 = 90,4 \pm 8,7^\circ$ (Abb. 25, D).

Bei Versetzung der Scheibe um 180° bei wolkenlosem Himmel orientieren die Hummeln ihre Laufrichtungen alternativ nach dem Himmel oder nach der schwarzen Fläche.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Hummeln sowohl einen Gegenstand wie auch die Himmelsmarken in ihre Orientierung einbeziehen, daß aber jeder Faktor für sich allein eine ausreichende Orientierungsquelle bietet.

B. Die Orientierung nach der Schwerkraft

1. Die spontane Schwerkrafteinstellung ein- und ausfliegender Hummeln und Bienen

Das Bestreben, dunkle Figuren anzufliegen, sowie die negative Lichtstimmung sind zwei der Faktoren, welche Hummeln und Bienen zum Nesteingang hinführen. Um sich in den dunklen, meist sehr steilen Fluglochgängen zurechtzufinden, bietet sich den Tieren als zusätzliche Orientierungsquelle die Schwerkraft, deren Bedeutung in dieser Situation nun untersucht werden soll.

Während sich Hummeln und Bienen auf dem Weg zwischen Brutraum und Flugloch befinden, werden sie auf ihre geotaktische Stimmung geprüft.

Versuchsanordnung (Abb. 3): Hier diene wieder die auf S. 601 beschriebene Anlage. Die Laufplatte (LP in Abb. 3, A) wird für den Versuch herausgenommen, so daß Hummeln und Bienen, vom Nest oder von der Lichtschleuse herkommend, sich plötzlich an einer senkrechten Wand befinden. In 14 cm Abstand vom Startpunkt der Tiere wird ihre Richtungswahl registriert. Die Beobachtung war in dem lichtdichten Kasten mit Hilfe zweier stark abgedunkelter, roter Taschenlampenbirnen möglich, die beide, symmetrisch auf der Höhe des Startpunktes der Tiere, an den seitlichen Kastenwänden brannten (Abb. 3, B, L_1 und L_2).

Tabelle 6. Die geotaktische Stimmung auf dem Ein- und Ausflug

Versuchstier	Zahl der Werte	Einflug		Zahl der Werte	Ausflug	
		+	—		+	—
<i>Bombus hortorum</i>	38	31	7	42	12	30
<i>Apis mellifica</i>	30	22	8	30	11	19

+ positiv geotaktisch; — negativ geotaktisch.

Ergebnisse: Die geotaktische Einstellung von *Bombus hortorum* und *Apis mellifica* sind in Tabelle 6 zusammengestellt.

Hummeln und Bienen reagieren auf ihrem Weg vom Brutraum zum Flugloch, also in „Ausfliegestimmung“, vorwiegend *negativ* geotaktisch; sie laufen an einer senkrechten Wand nach oben. Diese negative Schwerkrafteinstellung ist in biologisch sinnvoller Weise der positiv phototaktischen Einstellung der Tiere auf dem Ausflug zur Seite gestellt: Die Tendenz „aufwärts“ und „zum Licht“ führt sie in fast allen Fluglochkanälen mit großer Sicherheit ins Freie.

Ein gleicher Zusammenhang, nur mit umgekehrten Vorzeichen, ergibt sich beim Einflug der Hummeln und Bienen: Hier stellen sie sich positiv

zur Schwerkraft ein; mit Hilfe dieser Wahl „nach unten“, zusammen mit der negativen Phototaxis, werden die Tiere wiederum an ihr Ziel, den eigentlichen Brutraum, geleitet.

Der Unterschied in der Reaktionsweise auf dem Ein- und Ausflug ist für *Bombus hortorum* mit $p = < 0,0027$ gut gesichert. Für *Apis* liegen die erhaltenen Unterschiede bei der geringen Versuchszahl noch im Zufallsbereich, jedoch macht die Übereinstimmung der Wahl Tendenzen mit denen von *Bombus* das Ergebnis auch für *Apis mellifica* wahrscheinlich.

2. Der Einfluß des Tagesverlaufes auf die Schwerkrafteinstellung

a) Der Einfluß der Tageszeit. Versuchsanordnung (Abb. 26): Die auf S. 599 beschriebene, in der Dunkelkammer stehende Versuchsebene wurde senkrecht

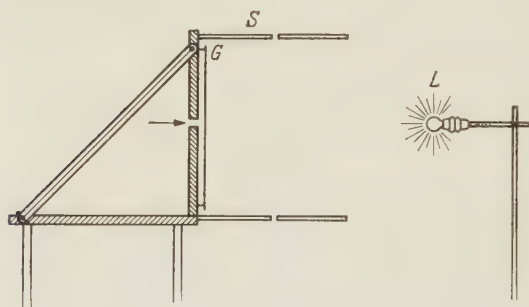


Abb. 26. Versuchsanordnung zur Prüfung der geotaktischen Einstellung von Hummeln und Bienen. *G* Glasplatte über der senkrechten Versuchsebene, *S* Schirm, *L* Lichtquelle. Der Pfeil deutet den Ausgangspunkt der Tiere an

gestellt. Hummeln und Bienen betraten diese Versuchsebene durch ein Loch, von hinten kommend. Die Versuchsebene war mit einem Schirm umgeben. Senkrecht auf die Platte schien aus 1,3 m Entfernung eine 200W-Lampe. Die Temperatur des Raumes wurde zwischen 23,5 und 25,5° C konstant gehalten. Einige Versuche mit Hummeln fanden in einer Klimakammer bei 24°C und 70 % Feuchtigkeit statt. Für eine Versuchsreihe stand der Bienenstock nicht im Freien, sondern

in einem geschlossenen Raum. Hier wurden die Bienen täglich zwischen 9⁰⁰ und 13⁰⁰ Uhr gefüttert, sonstige Bedingungen, wie Licht und Temperatur, wurden konstant gehalten.

α) Versuche mit *Bombus silvarum* ergeben, daß sich die geotaktische Einstellungsweise tatsächlich mit der Tageszeit ändert. Dies zeigt uns Abb. 27, ausgezogene Kurve, welche aus sechs Versuchen mit 189 registrierten Laufrichtungen ermittelt wurde. In den Versuchen zwischen 8³⁰ und 9⁰⁰ Uhr reagieren im Mittel 69% der Waldhummeln negativ geotaktisch; gegen Mittag (12³⁰ Uhr) verhalten sich die Tiere der Schwerkraft gegenüber indifferent. Am Abend (18³⁰ Uhr) schlägt die am Morgen gezeigte negativ geotaktische Stimmung in eine positive Einstellung um: Nun reagieren die Waldhummeln nur zu 35% negativ zur Schwerkraft ($p = < 0,0027$).

Eine Wiederholung dieser Versuche in der Klimakammer erbrachte eine Bestätigung der Ergebnisse (Abb. 27, unterbrochene Kurve).

β) Versuche mit *Apis mellifica*. Die Schwankung ihrer geotaktischen Stimmung wird aus sechs Versuchen mit 815 registrierten Laufrichtungen ersichtlich (Abb. 28, gestrichelte Kurve). Gegen 10⁰⁰ Uhr sind 65%, gegen 17³⁰ Uhr dagegen nur noch 30% der geprüften Tiere negativ geotaktisch eingestellt ($p = < 0,0027$).

Diese Versuche wurden mit Bienen aus dem Freiland durchgeführt. Die Haltung der Bienen im geschlossenen Raum bietet die Möglichkeit, die Taxisänderung auch über Nacht zu verfolgen. Die ausgezogene Kurve in Abb. 28 zeigt uns die prozentuale Verteilung der Laufrichtungen in bezug auf die Schwerkraft im 24 Stunden-Verlauf. Sechs Versuche mit 602 Laufrichtungen liegen ihr zugrunde. Weitere sieben Versuche mit 637 Richtungswahlen während des Tages schließen sich dem Kurvenverlauf gut an. Es läßt sich wiederum eine Verminderung der negativ geotaktischen Einstellung während des Tages erkennen. Über Nacht steigt der Prozentsatz der nach oben laufenden Tiere wieder an, um gegen Morgen (7⁰⁰ Uhr) ein Maximum zu erreichen.

Die Deutung dieser Versuchsergebnisse liegt nahe: Durch die bevorzugte negative Schwerkrafteinstellung der Hummeln und Bienen am

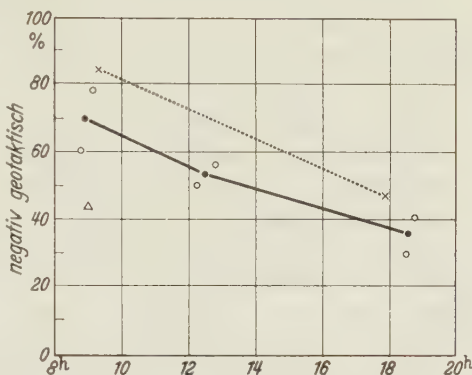


Abb. 27. Die geotaktische Einstellung von *Bombus silvarum* in Abhängigkeit von der Tageszeit. Ordinate: Prozentsatz der negativ geotaktisch reagierenden Tiere, Abszisse: Tageszeit. Die ausgezogene Kurve zeigt die am Morgen vorwiegend negative, am Abend dagegen mehr positive Einstellung zur Schwerkraft. Unterbrochene Kurve: Kontrollversuche in der Klimakammer. Dreieck: Durch Rotlicht wird die positiv geotaktische Stimmung verstärkt

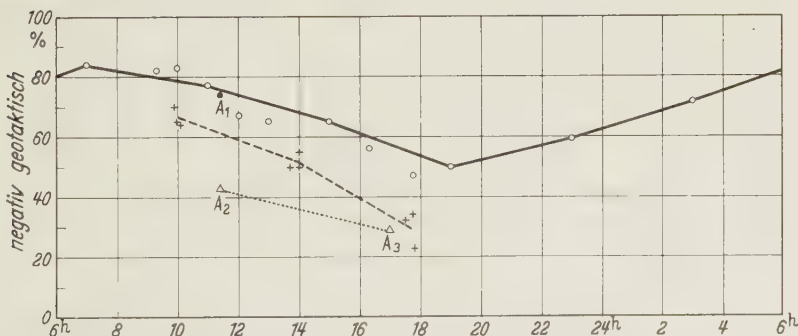


Abb. 28. Die geotaktische Einstellung von *Apis mellifica* in Abhängigkeit von der Tageszeit. Ordinate: Prozentsatz der negativ geotaktisch reagierenden Tiere, Abszisse: Tageszeit. Gestrichelte Kurve: Bienen, die im Freiland gefangen wurden, stellen sich morgens überwiegend negativ zur Schwerkraft ein, am Abend dagegen mehr positiv. Ausgezogene Kurve zeigt dasselbe Verhalten von Bienen, die in einem geschlossenen Raum gehalten wurden. A_1 , A_2 , A_3 : Zu gleicher Tageszeit reagieren Bienen bei Rotlicht (A_2) stärker positiv geotaktisch als bei heller Versuchsbeleuchtung (A_1). Diese positive Einstellung zur Schwerkraft wird gegen Abend wiederum erhöht (A_3)

Morgen wird ihre „Ausliegестimmung“ unterstützt. Am Abend dagegen veranlaßt sie die mehr positiv geotaktische Einstellungstendenz, ihren

Stock aufzusuchen. Die folgenden Versuche können diese Aussagen ergänzen.

b) Der Einfluß der Intensität der Lichtquelle. Die im vorigen Abschnitt beschriebenen geotaktischen Einstellungen, die bei verhältnismäßig *heller* Versuchsbeleuchtung erhalten wurden (200 W-Osram-Birne), sollen nun mit Reaktionen im *Dunkeln* verglichen werden. Hierzu verwendete ich monochromatisches Licht von $\lambda = 677 \text{ m}\mu$ (Interferenzfilter vor einer 25 W-Lampe). Dieses Rotlicht kann von Hummeln und Bienen unter diesen Bedingungen kaum noch wahrgenommen werden (MASOCHIN-PORSCHNJAKOW 1954, KÜHN 1924), gestattete mir jedoch gerade noch die Beobachtung ihrer Richtungswahl. Die in Abschnitt a) (s. S. 630) beschriebene Versuchsanordnung wurde unverändert für diese Experimente weiterbenützt.

Übereinstimmend ergibt sich aus den Versuchen mit Waldhummeln und Bienen, daß die im Hellen negativ zur Schwerkraft eingestellten Tiere durch die Dunkelheit mehr zu positiver Geotaxis umgestimmt werden.

Tabelle 7

Bombus terrestris, 2 mol. Zuckerwasser, Thymianduft, 6,6 m Entfernung,
15. 7. 56 von 7.55 bis 8.55 Uhr

Nr. 51	Nr. 1	Nr. 10	Nr. 11	Nr. 36	Nr. 43	Nr. 44	Nr. 4
7.56	7.56	7.56	7.57	7.58	8.04	8.10	8.18
7.59	8.01	8.00	8.02	8.04	8.34	8.18	8.23
8.04	8.05	8.05	8.06	8.07	8.39	8.24	8.33
8.07	8.09	8.11	8.18	8.14	8.44	8.30	
8.13	8.13	8.14	8.23	8.20	8.49	8.34	
8.18	8.17	8.19	8.28	8.26	8.53	8.38	
8.22	8.20	8.24	8.34	8.30		8.44	
8.26	8.24	8.31	8.40	8.34		8.47	
8.31	8.28	8.36	8.43	8.38		8.52	
8.35	8.32	8.42		8.43			
8.38	8.35	8.49		8.47			
8.41	8.40	8.54		8.51			
8.48	8.43						
8.53	8.47						
	8.50						
	8.54						

Hierzu einige Versuchsdaten. Hummeln reagieren bei starker Intensität der Lichtquelle am Morgen zu 69% negativ geotaktisch. Zur gleichen Zeit, jedoch im Dunkeln, sind nur noch 44% der Laufrichtungen nach oben orientiert (Abb. 27). Bienen, deren Stock zur Zeit der Versuche in einem Bienenraum stand, laufen im Hellen zu 75% aufwärts (11³⁰ Uhr), bei dem für sie kaum sichtbaren Rotlicht dagegen nur noch zu 45% (ebenfalls 11³⁰ Uhr) (Abb. 28, A_1 , A_2). Auch gegen Abend wird durch Verminderung der Versuchsbeleuchtung die Tendenz, abwärts zu laufen, noch gesteigert (Abb. 28, A_3). Die Taxisänderungen sind für die Bienen mit $p = < 0,0027$ gut gesichert.

Diese Ergebnisse stehen in Übereinstimmung mit Befunden an *Geotrupes* (BIRUKOW 1953). Auch er stellt sich in diffuser Beleuchtung negativ, im völligen Dunkel jedoch positiv geotaktisch ein.

C. Zur Frage nach einer Verständigung im Hummelstaat

Die bisherigen Untersuchungen zeigten, daß das Orientierungsvermögen der Hummeln dem der Bienen nicht nachsteht. Es liegt deshalb die Frage nahe, ob auch im Hummelstaat, in ähnlicher oder einfacherer Weise wie im Bienenstaat, diese Orientierungsleistungen die Grundlage einer Verständigung über ein lohnendes Flugziel bilden.

Versuche über ein Mitteilungsvermögen der Hummeln fielen bisher negativ aus. FREE (BUTLER 1951) stellte fest, daß *Bombus terrestris*-*B. lapidarius*- und *B. agrorum*-Arbeiterinnen sich untereinander nicht verständigen können. Dieser Auffassung schloß sich BRIAN (1954) an.

LINDAUER (1956/57) fand bei Meliponiden ein Mitteilungsvermögen, das auf grundsätzlich anderen Mitteln als das der „Apis-Sprache“ beruht. Diese „stachellosen Bienen“ stehen in sozialer Lebensweise und staatlicher Organisation den Hummeln nahe. So erscheint es begründet, noch einmal einige Versuche über eine Verständigung bei Hummeln durchzuführen.

I. Beobachtungen am Futterplatz

1. Können Sammlerinnen ihre Stockgenossinnen veranlassen, eine bestimmte Futterquelle zu besuchen?

Zur Klärung der Frage, ob neue Sammlerinnen an einer bestimmten, reichlichen Futterquelle erscheinen, wenn andere Arbeiterinnen bereits dort regelmäßig verkehren, wurden 11 individuell gezeichnete *Bombus terrestris*-Sammlerinnen von ihrem Flugloch weg an einen 6,6 m südlich ihres Stockes gelegenen Futterplatz dressiert. Es wurde 2 molares Zuckerwasser, verbunden mit Thymianduft, geboten. Vom 13. 7. bis 18. 7. 1956 wurde diese Futterquelle zwei bis dreimal täglich $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$ Stunden aufgestellt, und die Anflugzeiten der Hummeln notiert. Die *Bombus terrestris*-Kolonie war sehr zahlreich (etwa 600 Individuen), so daß die heimkehrenden, gezeichneten Sammlerinnen stets Arbeiterinnen treffen mußten, die in der Umgebung an Blüten sammelten.

Die Sammeltätigkeit der einzelnen Hummeln an diesem Futterplatz war sehr verschieden. Einige erschienen nur zeitweise dort und dann meist mit Pollenhöschchen. Andere jedoch besuchten das Zuckerwasser mit größter Regelmäßigkeit. Als Beispiel hierfür soll ein Protokoll vom 15. 7. 1956 dienen, 8 Sammlerinnen verkehrten am Futterplatz (Tabelle 7). Aber auch die eifrigsten Sammlerinnen kehrten vom Futterplatz selten direkt zum Nest zurück, meist flogen sie in entgegengesetzter Richtung auf einen Strauch und putzten oder sonnten sich dort.

Auch zwei gezeichnete Sammlerinnen eines kleinen *Bombus agrorum*-Volkes besuchten vom 13. 7. bis 22. 7. 56 mit großer Beständigkeit einen künstlichen Futterplatz 6 m südlich ihres Stockes.

Ergebnis: 1157 Besuche von 11 gezeichneten *Bombus terrestris*-Sammlerinnen und 463 von 2 *Bombus agrorum*-Sammlerinnen wurden registriert. Nicht eine ungezeichnete Hummel (Neuling) wurde beobachtet. Es läßt sich also sagen, daß Sammlerinnen dieser Hummelarten ihre Stockgenossinnen nicht an eine bestimmte, reiche Futterquelle zu locken vermögen.

Auch WAGNER (1907), SLADEN (1912), KUGLER (1943) und FREE (BUTLER 1951) dressierten Hummeln an künstliche Futterplätze. Sie konnten dort ebenfalls nie einen Neuling beobachten.

2. Das Wiederaufsuchen eines Futterplatzes nach einer Futterpause

Es soll geprüft werden, ob die Ankunft von Hummel-Sammlerinnen an einem bereits bekannten Futterplatz beschleunigt wird, wenn eine von ihnen den Futterplatz nach einer Futterpause als erste wieder gefunden hat. Dies ist bei Bienen in auffälliger Weise zu beobachten (v. FRISCH 1923).

Wir verfolgen wieder die Sammelflüge der 11 individuell gezeichneten *Bombus terrestris*-Sammlerinnen an einem 6,6 m von ihrem Stock entfernten Futterplatz mit 2 mol. Zuckerwasser und Thymianduft. Nachdem die Hummeln den Futterplatz gut kennen, wird das Futtergefäß entfernt und erst nach mehreren Stunden Futterpause in derselben Weise wieder aufgestellt. Nun werden die Ankunftszeiten der gezeichneten Sammlerinnen notiert.

Ein vergleichender Versuch wurde mit einem sehr schwachen *Apis mellifica*-Völkchen durchgeführt: 20 Bienen verkehrten an einem 15 m vom Stock entfernten Futterplatz (1 mol. Zuckerwasser und Thymianduft). Die zahlreichen Neulinge wurden abgefangen. Das Futtergefäß wird für einige Stunden entfernt und anschließend, nach dem Aufstellen des Futters, das Wiedererscheinen der Sammlerinnen registriert.

Das *Ergebnis* der Versuche zeigt Abb. 29. Es ist hier derjenige Prozentsatz der gezeichneten Sammlerinnen dargestellt, der in jeweils 5 Versuchsminuten nach einer Futterpause das *erste Mal* wieder am Futterplatz erschienen ist. 65 Erstbesuche der Hummeln, 100 der Bienen liegen den Diagrammen zugrunde.

Die graphische Darstellung der Versuchsergebnisse mit Hummeln zeigt uns ein über $1\frac{1}{4}$ Stunden sich hinziehendes *langsames Erscheinen* der einzelnen Sammlerinnen am Futterplatz. Das Wiederaufsuchen der Futterquelle wird nicht etwa beschleunigt, nachdem eine der Sammlerinnen das Zuckerwasser wieder gefunden hat; die Zahl der neuankommenden Hummeln bleibt im Gegenteil einige Zeit konstant und sinkt dann

erst langsam ab. Der Beginn des Diagramms zeigt uns, daß in den ersten 5 Versuchsminuten sich verhältnismäßig viele Sammlerinnen am Futterplatz einfinden. Dies darf wohl dadurch erklärt werden, daß sich einige Tiere in der Umgebung aufhielten und gleich zu Versuchsbeginn zur Stelle waren.

Hiergegen zeigt das Diagramm der Bienen ein ganz anderes Bild: In auffallender Weise steigern sich die Besuche der Bienen kurz nach Versuchsbeginn; in den

zweiten 5 Versuchsminuten erhöht sich die Zahl der neu ankommenden Sammlerinnen um mehr als das Doppelte. Nach 20 Minuten sind bereits 93% der verkehrenden Sammlerinnen zur Stelle, bei den Hummeln dagegen nur 35%. Diese *plötzliche Zunahme* der Sammlerinnen am Futterplatz kann wohl allein den alarmierenden Tänzen der ersten Bienen zugeschrieben werden, die nach der Futterpause als erste das Zuckerwasser wieder aufsuchten. Hiergegen muß der Versuch mit Hummeln so gedeutet werden, daß jede Sammlerin von sich aus die Futterquelle spontan aufsucht, ohne von ihren Stockgenossinnen dazu angeregt zu werden. So erscheinen auch die letzten gezeichneten Hummeln erst nach 95 Minuten, während die Bienenschar bereits nach 30 Minuten vollständig ist.

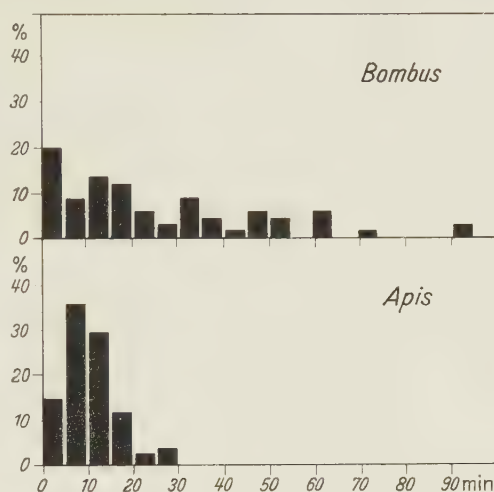


Abb. 29. Das Wiederaufsuchen eines Futterplatzes von *Bombus terrestris*-Sammlerinnen und Bienen nach einer Futterpause. Es ist derjenige Prozentsatz der gezeichneten Sammlerinnen dargestellt (Ordinate), der in jeweils 5 Versuchsminuten (Abszisse) das erste Mal wieder am Futterplatz erschienen ist. Während Hummeln die Futterquelle langsam und vereinzelt wieder aufsuchen, wird bei Bienen der Besuch schlagartig beschleunigt, nachdem eine von ihnen das Zuckerwasser gefunden hat

II. Beobachtungen am Flugloch

Der Honigvorrat scheint die Sammlerinnen in ihrer Tätigkeit zu beeinflussen: Nimmt man Honig aus den gefüllten Honigtöpfen, so werden die Hummeln zu verstärktem Ausfliegen veranlaßt (KUGLER 1943, zit. v. BRIAN 1954). Ebenso verweilen die Sammlerinnen länger im Nest, wenn die Honigtöpfe künstlich gefüllt werden (SLADEN 1912, BRIAN 1954).

In den vorigen Versuchen hatten die Hummelvölker stets reiche Vorräte. Es wäre denkbar, daß eine Alarmierung für eine Futterquelle nur bei Futternot des Volkes stattfindet. Dies müßte sich durch einen verstärkten Ausflug der Sammlerinnen bemerkbar machen.

Um dies zu prüfen, wurde ein großes *Bombus hypnorum*-Nest (etwa 250 Tiere) am späten Abend in einen Flugkäfig ($3,5 \times 2,5 \times 2$ m) gebracht. Die Flugtätigkeit im Käfig war im ganzen geringer als unter normalen Bedingungen. Da sich im Flugbereich der Hummeln äußerst wenig Blüten befunden hatten, so waren zwar die Honigtöpfe am Abend etwas gefüllt, wurden aber über Nacht fast völlig geleert. Im Käfig diente als Futterquelle ein Strauß Rittersporn, dessen Blüten mit 2 mol. Zuckerwasser gefüllt waren. Die Dressur gelang nur schwer; 4 gezeichnete Sammlerinnen verkehrten dort jedoch regelmäßig.

Mehrmals am Tage wurde diese Futterquelle im Wechsel von 1 Stunde aufgestellt und wieder entfernt, und jeweils die Ausflüge der ungezeich-

neten, nicht am Futterplatz verkehrenden Hummeln am Nestausgang gezählt.

Tabelle 8 bringt die Zusammenfassung der Versuchsergebnisse vom 8. 7., 9. 7. und 10. 7. 1956:

Datum	Futter aufgestellt		Futter entfernt
	Am Futter verkehrten die Hummeln Nr.	Zahl der Ausflüge (ohne die am Futter verkehrenden Hummeln)	Zahl der Ausflüge (ohne die vorher am Futter verkehrenden Hummeln)
8. 7. 56	5, 6	28	52
9. 7. 56	2, 8	28	46
10. 7. 56	8, 5	9	43
Gesamtzahl der Ausflüge		65 31 %	141 69 %

Ergebnis: Ist Futter aufgestellt, so werden 65 Ausflüge gezählt, war dagegen das Futter entfernt, so stieg die Zahl

der Ausflüge auf 141 an. Beide Angaben enthalten nicht die Ausflüge der gezeichneten, am Futterplatz verkehrenden Hummeln ($p = < 0,0027$).

Am Futterplatz wurden 201 Besuche der 4 gezeichneten Sammlerinnen registriert. Zu dieser Zeit erschienen auch 3 ungezeichnete Hummeln am Rittersporn, es dürfte sich hier jedoch um spontane Anflüge in dem engen Flugkäfig handeln. Würde eine Benachrichtigung über die aufgestellte Futterquelle stattgefunden haben, so müßte auch die Zahl der Ausflüge gestiegen sein. Da aber im Gegenteil die Ausflüge bei *Entfernung* der Futterquelle sich erhöht haben, muß das Ergebnis wohl so gedeutet werden, daß die ständigen Sammelflüge der gezeichneten Hummeln den Futterbedarf größtenteils decken konnten und dadurch die Nestgenossinnen veranlaßt waren, nicht so häufig auszufliegen.

III. Beobachtungen im Nest

Die heimkommenden, mit Pollen und Nektar beladenen Sammlerinnen — diese Beobachtungen beziehen sich auf *Bombus terrestris*, *B. hyp-*

norum und *B. agrorum* — laufen deutlich eiliger auf den Zellen hin und her als die übrigen Nestinsassen. Dieses erregte Verhalten war bei *Bombus hypnorum* besonders auffällig. Die Dauer des Umherlaufens hängt davon ab, ob die heimkommende Sammlerin sogleich einen ihr geeignet erscheinenden Pollen- oder Honigtopf findet oder länger nach einem suchen muß. Während des Suchens stößt sie oft an andere Nestinsassen an oder drängt sie zur Seite, ohne daß diese sich um die Heimkommende kümmern. Pollen und Nektar werden unmittelbar in die Zellen abgegeben. Eine Futterübergabe der erfolgreichen Sammlerin an die übrigen Arbeiterinnen konnte niemals beobachtet werden. Einige Male wurden die Pollenhöschchen einer *Bombus agrorum*-Sammlerin von anderen Arbeiterinnen mit den Fühlern betastet. Diese Tiere flogen jedoch anschließend 1 Stunde lang nicht aus. Es mag sich um Hausbienen gehandelt haben, da sie auch verhältnismäßig klein waren (BRIAN 1954 u. a.).

Zusammenfassend darf gesagt werden, daß heimkommende, erfolgreiche Sammlerinnen auf den Waben erregt und eilig hin und her laufen. Ihr Verhalten läßt jedoch keinerlei Beziehung zu den anderen Stockgenossinnen erkennen.

Vergegenwärtigen wir uns einige charakteristische Züge des sozialen Lebens der Hummeln, so erscheint uns dieser negative Ausfall der Versuche nicht verwunderlich:

Die Verständigungsmöglichkeit über eine reiche Futterquelle hat, wie wir bei den *Apis*-Arten und Meliponiden sehen, eine große Intensivierung der Sammeltätigkeit und damit eine Steigerung der Futterreserven zur Folge. Haben einige Suchbienen eine ausgiebige Futterpflanze erkundschaftet, so alarmieren sie im Stock die große Schar der Sammelbienen. Diese Insektenstaaten sind in der Lage, ungünstige Lebensbedingungen zu überdauern. Der Hummelstaat geht in unseren Breiten spätestens im Herbst zugrunde; im Nest werden selbst in guten Trachtzeiten nur geringe Nahrungsvorräte gespeichert, und mit Beginn der kühleren Jahreszeit sind sämtliche Reserven aufgebraucht. Jede Arbeitshummel ist sowohl Kundschafterin als auch Sammlerin: Sie nützt die auf ihren Suchflügen erprobte Futterpflanze anschließend durch ständige Sammelflüge (KUGLER 1943).

Diese Überlegungen lassen uns das Ergebnis, daß im Hummelstaat keine Alarmierung für eine reiche Futterquelle besteht, nicht mehr so erstaunlich erscheinen.

Zusammenfassung

1. Hummeln und Bienen reagieren auf dem Weg vom Brutraum ins Freie (in „Ausfliegestimmung“) vorwiegend positiv phototaktisch und gleichzeitig negativ geotaktisch. Umgekehrt stellen sie sich auf dem Einflug (in „Stockstimmung“) meist negativ phototaktisch und positiv

geotaktisch ein. Die Schwerkrafteinstellung zeigt außerdem eine Abhängigkeit von der Tageszeit und von der Beleuchtungsstärke der Versuchsfläche: Morgens, sowie bei heller Versuchsbeleuchtung, ist die negativ geotaktische Stimmung der Tiere stärker als am Abend oder bei Rotlicht.

2. Hummeln und Wespen können zu ihrer Richtungsorientierung die Sonne benützen, wobei sie deren täglichen Gang einberechnen.

3. Unter einer Polarisationsfolie stellen sich Hummeln und andere Hymenopteren spontan in einem bestimmten Winkel zur Schwingungsrichtung ein, wobei drei verschiedene Typen der Einstellung bevorzugt werden: a) senkrecht zur Schwingungsrichtung (*Bombus*, *Apis*, *Vespa*, *Camponotus*), b) diagonal zur Schwingungsrichtung (*Andrena*), c) abwechselnd senkrecht, parallel und diagonal zur Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes (*Halictus*, *Formica*). Diese Reaktionsweise besteht neben der menotaktischen Einstellung zur Schwingungsrichtung.

Bei *Apis* und *Formica* konnte gezeigt werden, daß die spontane Einstellung in einem konstanten Winkel zur Schwingungsrichtung angeboren ist.

4. Setzt man diese spontane Einstellung zur Schwingungsrichtung polarisierten Lichtes mit der zu einer Lichtquelle in Konkurrenz, so wählen Hummeln und Bienen eine Kompromißrichtung.

5. Auch zu ihrer menotaktischen Richtungsorientierung können Hummeln das polarisierte Licht benützen.

6. Hummeln und Bienen werden unter bestimmten Bedingungen auf der Laufscheibe (Abb. 12, S. 614) von dunklen Flächen angelockt. Diese wirken offenbar als „Flugloch“ ihrer Wohnung, denn a) Hummeln aus Nestern mit verschiedenfarbig gekennzeichnetem Flugloch bevorzugten im Wahlversuch die Farbe ihres Flugloches gegenüber Schwarz, b) von grauen Figuren verschiedener Helligkeit wird jeweils die dunkelste gewählt, c) mit zunehmender Höhe der schwarzen Figur über dem horizontalen Versuchsfeld nimmt ihre Anziehungskraft ab, d) eine Trichterfigur wird einer flachen Kreisscheibe vorgezogen, e) bei verschieden starker Gliederung werden (im Gegensatz zum Verhalten an Blüten) die jeweils konturärmsten Muster bevorzugt.

Bietet man schwarze Kreisscheiben verschiedener Größe, so werden gewisse (bei verschiedenen Hummelarten nicht übereinstimmende) Größen bevorzugt. Hier ergibt sich keine klare Beziehung zum Flugloch, das ja auch in seiner Größe sehr verschieden sein kann.

7. Hummeln und Bienen richten sich nicht nach der scheinbaren, sondern nach der wahren Größe der gebotenen schwarzen Kreisscheiben, können also deren Entfernung erkennen und berücksichtigen.

8. Die Tendenz, auf dunkle Flächen zuzulaufen, steht in biologisch sinnvoller Abhängigkeit von der Tageszeit: Setzt man der schwarzen

Figur eine Lichtquelle gegenüber, so bevorzugen Hummeln morgens das Licht, am Abend dagegen mehr die schwarze Fläche.

9. In einer Konfliktsituation zwischen Gegenstands- und Himmelsorientierung entscheiden sich Hummeln für eine Kompromißrichtung.

10. Versuche über eine Verständigung im Hummelstaat fielen negativ aus. Durch Sammlerinnen, die an einem reichen Futterplatz verkehren, werden weder Nestgenossen, die den Futterplatz bereits kennen, noch Neulinge zum Besuch dieser Stelle veranlaßt. Bei der Heimkunft in den Stock läuft die erfolgreiche Sammlerin erregt umher und stößt dabei gelegentlich mit anderen Hummeln zusammen; dieser Kontakt wird aber weder gesucht noch beachtet.

Literatur

- ALVERDES, F.: Tierpsychologische Analyse der intrazentralen Vorgänge, welche bei decapoden Krebsen die lokomotorische Reaktion auf Helligkeit und Dunkelheit bestimmen. Z. wiss. Zool. **137**, 403 (1930). — BAINBRIDGE, R., and T. H. WATERMAN: Polarized light and the orientation of two marine crustacea. J. exp. Biol. **34**, 342 (1957). — BALDUS, K.: Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Libelle (*Aeschna cyanea*). Z. vergl. Physiol. **3**, 475 (1926). — BAUMGÄRTNER, H.: Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. Z. vergl. Physiol. **7**, 56 (1928). — BAYLOR, E. R., and F. E. SMITH: The orientation of Cladocera to polarized light. Amer. Naturalist **87**, 97 (1953). — BELING, I.: Über das Zeitgedächtnis der Bienen. Z. vergl. Physiol. **9**, 259 (1929). — BIRUKOW, G.: Photo-Geomenotaxis bei *Geotrupes silvaticus* Panz. Naturwiss. **40**, 61 (1953). — Menotaxis im polarisierten Licht bei *Geotrupes silvaticus* Panz. Naturwiss. **40**, 611 (1953). — Lichtkompaßorientierung beim Wasserläufer *Velia currens* F. (Heteroptera) am Tage und zur Nachtzeit. Z. Tierpsychol. **13**, 463 (1956). — BISETZKY, A. R.: Die Tänze der Bienen nach einem Fußweg zum Futterplatz. Unter besonderer Berücksichtigung von Umwegversuchen. Z. vergl. Physiol. **40**, 264 (1957). — BRIAN, A. D.: The foraging of bumble bees. Part I. Foraging behaviour. Bee World **35**, 61 (1954). — Part II. Bumble bees as pollinators. Bee World **35**, 81 (1954). — BUTLER, C. G.: Foraging of Wasps and Bumblebees. Bee Department, Rep. Rothamst. exp. Sta. 108 (1951). — CARTHY, J. D.: The orientation of two allied species of British ants. I. Visual direction finding in *Acanthomyops (Lasius) niger*. Behaviour **3**, 275 (1951). — DIETRICH, W.: Die lokomotorische Reaktion der Landasseln auf Licht und Dunkelheit. Z. wiss. Zool. **138**, 187 (1931). — FRANK, A.: Eigenartige Flugbahnen bei Hummelmännchen. Z. vergl. Physiol. **28**, 467 (1941). — FREE, J. B.: The division of labour within bumblebee colonies. Insectes Sociaux **2**, 195 (1955). — (a) The adaptability of bumblebees to a change in the location of their nest. Brit. J. Anim. Behav. **3**, (2), 61 (1955). — The defence of bumblebee colonies. Behaviour **12**, 233 (1958). — FRIEDLÄNDER, M.: Zur Bedeutung des Flugloches im optischen Feld der Biene bei senkrechter Dressuranordnung. Z. vergl. Physiol. **15**, 193 (1931). — FRIESLING, J.: Zur Psychologie der Feldwespe. Z. Tierpsychol. **5**, 438 (1943). — FRISCH, K. v.: Über die Sprache der Bienen. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **40**, 1 (1923). — Die Tänze der Bienen. Österr. zool. Z. **1**, 1 (1946). — Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. Experientia **5**, 142 (1949). — Die Sonne als Kompaß im Leben der Bienen. Experientia **6**, 210 (1950). — Orientierungsvermögen und Sprache der Bienen. Naturwiss. **38**,

105 (1951). — Die Richtungsorientierung der Bienen. Verh. dtsch. Zool. Ges. **1952**. — Hummeln als unfreiwillige Transportflieger. Natur u. Volk **82**, 171 (1952). — Die Fähigkeit der Bienen, die Sonne durch die Wolken wahrzunehmen. Bayer. Akad. Wiss. München 1954. — FRISCH, K. v., u. M. LINDAUER: Himmel und Erde in Konkurrenz bei der Orientierung der Bienen. Naturwiss. **41**, 245 (1954). — GRABENSBERGER, W.: Experimentelle Untersuchungen über das Zeitgedächtnis von Bienen und Wespen nach Verfütterung von Euchinin und Jodthyreoglobulin. Z. vergl. Physiol. **20**, 338 (1934). — HAAS, A.: Arttypische Flugbahnen bei Hummel-männchen. Z. vergl. Physiol. **31**, 281 (1948). — HERTZ, M.: Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. II. Z. vergl. Physiol. **11**, 107 (1930). — Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens. II. Auflösungsvermögen des Bienen- auges und optomotorische Reaktion. Z. vergl. Physiol. **21**, 579 (1935). — Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens. III. Figurale Unterscheidung und reziproke Dressuren bei der Biene. Z. vergl. Physiol. **21**, 604 (1935). — HUNDERT- MARK, A.: Helligkeits- und Farbunterscheidungsvermögen der Eiraupen der Nonne (*Lymantria monacha* L.). Z. vergl. Physiol. **24**, 42 (1937). — Das Formenunterschei- dungsvermögen der Eiraupen der Nonne (*Lymantria monacha* L.). Z. vergl. Physiol. **24**, 563 (1937). — ILSE, D.: Zur Formwahrnehmung der Tagfalter. Z. vergl. Physiol. **17**, 537 (1932). — JANDER, R.: Die optische Richtungsorientierung der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). Z. vergl. Physiol. **40**, 162 (1957). — KLEIN, K.: Über die Helligkeitsreaktionen einiger Arthropoden. Z. wiss. Zool. **145**, 1 (1934). — KNOLL, F.: Insekten und Blumen. II. Lichtsinn und Blumenbesuch des Flatters von *Macroglossum stellatarum*. Abh. zool.-bot. Ges. Wien **1922**. — KOLLER, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Dresden u. Leipzig 1943. — KÜHN, A.: Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. — Zum Nachweis des Farbunterscheidungsvermögens der Bienen. Naturwiss. **12**, 116 (1924). — KUGLER, H.: Hummeln als Blütenbesucher. Ergebn. Biol. **19**, 143 (1943). — LEHMENSICK, R.: Erfolgreiche Versuche zur Hummelzucht in geschlossenen Räumen. Zool. Anz. **157**, 110 (1956). — LINDAUER, M.: Über die Verständigung bei indischen Bienen. Z. vergl. Physiol. **38**, 521 (1956). — Die Sonnenorientierung der Bienen unter der Äquatorsonne und zur Nachtzeit. Naturwiss. **44**, 1 (1957). — Methoden gegenseitiger Verständigung im Verwandtschaftskreis unserer Honig- biene. Verh. d. D. zool. Ges. Graz **1957**, 262. — MANNING, A.: Some aspects of the foraging behaviour of bumble-bees. Behaviour **9**, 164, (1956). — MASOCHIN- PORSCHNIAKOW, G. A.: Spektrale Sensibilität der Hummeln (russisch). Ber. d. Akad. Wiss. UdSSR **96**, 1 (1954). — MÜLLER, E.: Experimentelle Untersuchungen an Bienen und Ameisen über die Funktionsweise der Stirnocellen. Z. vergl. Physiol. **14**, 226 (1931). — PAPI, F.: Astronomische Orientierung bei der Wolfsspinne *Arctosa perita* (Latr.). Z. vergl. Physiol. **37**, 230 (1955). — PARDI, L.: Über die Orientierung von *Tylos latreillii* Aud. u. Sav. (Isopoda terrestria). Z. Tier- psychol. **11**, 175 (1954). — Orientamento solare di un tenebrionide alofilo: *Phaleria provincialis* (Fauv.). Boll. Ist. Mus-Zool. Univ. Torina **5**, 1 (1956). — PARDI, L., e F. PAPI: Ricerche sull'orientamento di *Talitrus salitor* (Montagu) (Crustacea- Amphipoda). I. L'orientamento durante il giorno in una popolazione del litorale tirrenica. Z. vergl. Physiol. **35**, 459 (1953). — RENNER, M.: Über die Haltung von Bienen in geschlossenen, künstlich beleuchteten Räumen. Naturwiss. **42**, 539 (1955). — SANTSCHI, F.: Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis. Rev. suisse Zool. **19**, 303 (1911). — Comment s'orient les fourmis. Rev. suisse Zool. **21**, 347 (1913a). — SLADEN, F. W. L.: The Humblebee. Its life history and how to domesticate it. London: Macmillan & Co. 1912. — STEPHENS, G. C., M. FINGERMAN and F. A. BROWN: The orientation of *Drosophila* to plane polarized light. Ann. entomol. Soc. Amer. **46**, 75 (1953). —

STOCKHAMMER, K.: Zur Wahrnehmung der Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes bei Insekten. *Z. vergl. Physiol.* **38**, 30 (1956). — TINBERGEN, N., u. W. KRUYT: Über die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.). III. Die Bevorzugung bestimmter Wegmarken. *Z. vergl. Physiol.* **25**, 292 (1938). — TINBERGEN, N., B. J. D. MEEUSE, L. K. BOEREMA u. W. W. VAROSSIEAU: Die Balz des Samtfalters, *Eumenis (Satyrus) semele* L. *Z. Tierpsychol.* **5**, 183 (1943). — VOWLES, D. M.: Sensitivity of ants to polarized light. *Nature* **165**, 282 (1950). — The orientation of ants. I. The substitution of stimuli. *J. exp. Biol.* **31**, 341 (1954). — The orientation of ants. II. Orientation to light, gravity and polarized light. *J. exp. Biol.* **31**, 356 (1954). — WAGNER, W.: Psychobiologische Untersuchungen an Hummeln. *Zoologica (Stuttgart)* **46**, 41 (1907). — WEYRAUCH, W.: Untersuchungen und Gedanken zur Orientierung von Arthropoden. 5. Über die Orientierung nach dunklen Flächen. *Zool. Anz.* **113**, 115 (1936). — WOLF, E.: Über das Heimkehrvermögen der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **3**, 615 (1926). — ZERRAHN, G.: Formdressur und Formunterscheidung bei der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **20**, 117 (1934).

Dr. UNA F. JACOBS, Dept. of Zoology,
Yale University, New Haven, Conn., USA

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

Lebenslauf

Am 14. Februar 1934 wurde ich, Una Friederike Jacobs — Ehefrau von Jürgen Jacobs seit dem 28. 8. 1958 —, als zweite Tochter des Universitätsprofessors für Geographie Otto Jessen und seiner Ehefrau Hedi Jessen, geborene Müller, in Rostock, Mecklenburg, geboren. Dort besuchte ich auch die Volksschule. 1944 kam ich nach Traunstein (Oberbayern) an die Oberrealschule, die ich 1952 mit dem Abitur abschloß.

Im Herbst 1952 begann ich an der Universität München das Studium der Zoologie, Botanik, Chemie und Mikrobiologie. Im 6. Semester studierte ich an der Universität Tübingen. Für das 7. Semester kehrte ich nach München zurück, wo ich im Frühjahr 1956 unter der Leitung von Prof. Dr. Dr. K. v. Frisch meine Doktorarbeit begann.

UNA F. JACOBS

